Ueber den anatomischen Bau und die damit zusammenhängende Wirkungsweise der Wasserbahnen in Fiederblättern der Dicotyledonen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät der Universität Marburg

vorgelegt von

Eduard Gerresheim

aus Köln.

MARBURG 1912.

Ueber den anatomischen Bau und die damit zusammenhängende Wirkungsweise der Wasserbahnen in Fiederblättern der Dicotyledonen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät der Universität Marburg

vorgelegt von

Eduard Gerresheim
aus Köln.

ACAD.
LUGD BAT.
BIBL.

MARBURG 1912.

Von der philosophischen Fakultät als Dissertation angenommen
am 27. Juli 1912.

Referent: Herr Geheimrat Prof. Dr. ARTHUR MEYER

Die Arbeit erscheint, ergänzt durch 7 Tafeln, zugleich in der „BIBLIOTHECA BOTANICA“ als Heft 81 (Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Nägele & Dr. Sproesser).

Meinem lieben Vater!

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. **Einleitung** 1

II. **Die zur Beschreibung der Wasserbahnen der Dicotyledonen notwendigen Namen und Begriffe** 2

III. **Die Untersuchungsmethoden** 9

IV. **Morphologische und physiologische Charakterisierung der untersuchten Typen der Fiederblätter** 13

1. Polemonium coeruleum 13
2. Sambucus nigra 16
3. Actinomeris helianthoides 20
4. Menyanthes trifoliata 22
5. Vicia faba 24
6. Pimpinella peregrina 28
7. Agrimonia odorata 39
8. Erodium ciconium 43
9. Clematis vitalba 47
10. Dictamnus albus 52

V. **Zusammenfassung der Ergebnisse der anatomischen Untersuchungen** 56

A. Vergleich der aufgestellten Typen der Fiederblätter 56

B. Vergleich des Bündelverlaufes in Fiederblättern, einfachen fiedernervigen Blättern und den Blättchen zusammengesetzter Blätter 59

VI. **Zusammenfassung der Ergebnisse der physiologischen Untersuchungen** 63

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554030_0047

I. Einleitung.

Von der Anatomie des Laubblattes ist bisher wesentlich nur die der Spreite genauer untersucht und teilweise auch physiologisch gewürdigt worden. Ueber die Anatomie der anderen Blatteile, vorzüglich anderer Blatteile des zusammengesetzten Blattes, ist wenig bekannt.

Herr Professor Arthur Meyer, unter dessen Leitung die Arbeit ausgeführt wurde, wünschte vor allem eine Klärung der Frage, in wieweit das Leitungssystem des Blattgrundes, des Blattstiels und der Blattbasis für die gleichmäßige Verteilung der Wasserzufuhr und Nährstoffabfuhr in Betracht kommen. Es mußte zur Lösung dieser Frage eine genaue Untersuchung des Verlaufes der Tracheenstränge in diesen Blattregionen vorgenommen werden, und meine spezielle Aufgabe war es, diese Untersuchungen für die gefiederten Blätter der Dicotyledonen durchzuführen. Von besonderer Wichtigkeit mußte es sein, festzustellen, ob überall schon im Blattgrund, in den Blattstielen, in der Spindel, den Stielchen und Blättchenbasen Verbindungen zwischen den Blattspurbündeln oder ihren Verzweigungen hergestellt würden, die eine Versorgung aller Regionen der Spreite schon von einem einzigen der Blattspurbündel und seinem Verzweigungssytem aus möglich machen könnten.

Es sollte der Versuch gemacht werden, die vermutlich vorkommenden verschiedenen Arten dieser Verbindungen zu klassifizieren, und sie so der einfacheren morphologischen und physiologischen Beschreibung zugänglich zu machen. Die Spreite wurde im allgemeinen morphologisch von mir nicht untersucht, nur bei *Pimpinella peregrina* ist ein Gesamtbild des Tracheenstrangverlaufes gegeben worden. Bei den physiologischen Versuchen wurde überall die Wirkungsweise des Spreitenbündelnetzes berücksichtigt.

Da die Nomenklatur bisher wesentlich nur Rücksicht auf die Verhältnisse in der Blattspreite und der sekundär verdickten Achse genommen hat, so reichte sie für die Beschreibung der im Blattstiel und in der Blattspindel vorkommenden Verhältnisse nicht völlig aus und wurde deshalb auf Vorschlag von Herrn Professor Meyer etwas umgestaltet (siehe Kap. II). Es wird durch die Verwendung dieser Nomenklatur nun leichter sein, alle Verhältnisse des Leitungssystems in Blatt und Achse klar zu beschreiben.

Die Resultate meiner Arbeit sind wohl nicht nur für die Morphologie und Systematik der Pflanzen von Interesse, sondern werden wohl auch für manche physiologischen Fragen einige Bedeutung haben. Sie werden noch mehr Interesse erlangen, wenn analoge Untersuchungen, welche über die handnervigen Blätter von Herrn Rippel ausgeführt werden, mit ihnen in Zusammenhang gebracht werden, und wenn weitere im Botanischen Institut der Universität Marburg geplante Arbeiten die Verhältnisse der Tracheenstränge der sekundär verdickten Achse und die Verhältnisse des Zusammenhanges dieser mit den Tracheensträngen der Wurzel weiter geklärt haben werden.

II. Die zur Beschreibung der Wasserleitungsbahnen der Dicotyledonen notwendigen Namen und Begriffe.

Um eine genaue Beschreibung der Leitungsbahnen der Dicotyledonen zu ermöglichen, bedarf es einer klareren und allgemeiner durchführbaren Nomenklatur und Begriffsbestimmung. Wir haben es hier ausschließlich mit den Wasserleitungsbahnen zu tun und beschränken unsere Ausführungen daher auf die Tracheenteile des Leitungssystems.

Nach Vorschlag von Herrn Professor Arthur Meyer soll die einzelne Trachee zum Ausgangspunkt der Nomenklatur gemacht werden, denn nur dadurch, daß man die Zusammenfügung von Einzeltracheen zu immer größeren Verbänden verfolgt, kann man zu einem vollkommenen Einblick in den morphologischen Bau der Wasserbahnen gelangen. Die Einzeltrachee ist also die letzte Einheit innerhalb des Leitungssystems. Die höheren Einheiten sollen dann die im folgenden definierten Namen erhalten.

Tracheenstrang. Die Einzeltracheen können rings an lückenlos schließendes Parenchym stoßen, sie können sich aber auch in Mehrzahl aneinander legen, dergestalt, daß alle Tracheenwände, die nicht an Parenchym grenzen, an eine andere Trachee angelehnt sind. Eine solche Gesamtheit von Tracheen, die wärend einer längeren oder kürzeren Strecke sich seitlich berührend verlaufen, sei Tracheenstrang genannt und der einzelnen Trachee gegenübergestellt. Die Anzahl der in einem Strang vereinigten Tracheen kann verschieden sein, und im Grenzfall kann eine einzelne isoliert verlaufende Trachee den Strang repräsentieren. Vergleiche die isolierten Tracheen im Leitbündel von *Pimpinella peregrina* (Fig. 1 d. Taf. I). In den meisten Fällen jedoch setzen sich die Tracheenstränge aus mehreren Tracheen zusammen. Nach der Anordnung derselben sollen dann die Tracheenstränge unterschieden werden als Tracheenzüge und Tracheenplatten.

Die Tracheenzüge sind Stränge, in denen die Tracheen unregelmäßig angeordnet sind; im Querschnitt erscheinen die Tracheenzüge innerhalb des Leitungssystems als unregelmäßige Gruppen unmittelbar benachbarter Tracheen. Sie finden sich z. B. innerhalb der Leitbündel von *Pimpinella peregrina* (Fig. 1 der Tafel) oder bei anderen Umbelliferen. Die Tracheenplatten zeigen im Gegensatz zu den Zügen eine gesetzmäßige Anordnung der Tracheen, dergestalt, daß alle in eine Ebene fallen. Innerhalb der höheren Einheiten des Leitungssystems sind diese Platten meist radial, fächerförmig angeordnet. Im Querschnitt erscheint eine solche Tracheenplatte als eine Reihe von Tracheen. Eine Tracheenplatte kann auch mehr als eine Trachee breit sein, dann wird der Querschnitt mehrere Tracheenreihen in direkter seitlicher Berührung zeigen; meist nimmt die Breite der Platten gegen den Siebteil hin zu. Als Beispiel für Tracheenplatten innerhalb der Bündel seien genannt *Polemonium coeruleum, Agrimonia odorata, Menyanthes trifoliata.*

Die Ausdrücke Tracheenstrang, -platte und -zug sind gewählt im Anschluß an die räumlichen Verhältnisse des Leitungssystems. Die bisher üblicheu Bezeichnungen waren in Anlehnung an die Querschnittsbilder gebildet worden. De Bary (1877, S. 336) spricht von Gefäßreihen, A. Meyer (1907 S. 127) von Tracheenreihen. Haberlandt verwendet den Ausdruck Gefäßplatte in anderem Sinne, nämlich für einen Tracheenteil innerhalb der Wurzel (1909 S. 304).

Tracheenteil. Schließen sich mehrere Tracheenstränge zu einer höheren Einheit zusammen, so entsteht ein Tracheenteil. Die einzelnen Stränge sind innerhalb des Tracheenteils von Parenchym, dem Tracheenteilparenchym, getrennt. Diese Trennung durch Parenchym ist, wie wir sehen werden, auf dem Längsverlauf der Tracheenbahnen keine dauernde, da Verbindungen von Zeit zu Zeit zwischen den Strängen auftreten. Weiter unten soll von ihnen die Rede sein. So wie im Grenzfall ein Tracheenstrang aus einer einzigen Trachee bestehen kann, so gibt es auch Tracheenteile, die nur einen einzigen Tracheenstrang enthalten (einsträngiger Tracheenteil, Beispiel: *Ranunculus repens*, Ausläufer [A. Meyer 1907 S. 87], sowie viele Nerven höherer Ordnung in Laubblättern, etwa *Pimpinella peregrina)*.

Die Bezeichnung Tracheenteil ist definiert bei A. Meyer (1907 S. 84). „Ein Sieb- bezw. Tracheenteil ist also hiernach zusammengesetzt aus einem bis vielen Sieb- bezw. Tracheensträngen, welche von Parenchym umgeben sind, das nicht zum Strang als solchem gehört. Es ist so viel Parenchym vorhanden, daß alle nicht an Nachbartracheen grenzende Tracheenwände an lückenlos schließendes Parenchym grenzen.“ De Bary (1877 S. 330) wendet für Tracheenteil den Ausdruck Gefässteil an. Haberlandt (1909) nennt den Tracheenteil in der Achse Hadrom (S. 317), in der Wurzel Gefäßplatte (S. 308) (siehe oben); Strasburger nennt den Tracheenteil Vasalteil (1908 S. 96). Die von Nägeli verwandten Ausdrücke Xylem und Phloëm umfassen außer dem eigentlichen Tracheenteil bezw. Siebteil auch die Sklerenchymbeläge.

Das innerhalb des Tracheenteiles gelegene Parenchym wollen wir im Anschluß an A. Meyer (1907 S. 84 und 190) allgemein als Tracheenteilparenchym bezeichnen. In Einzelfällen wird man nach der Anordnung des Parenchyms ähnliche Unterscheidungen machen wie bei der Anordnung der Tracheen innerhalb des Tracheenstranges. Wenn z. B. die Tracheenstränge Plattenform annehmen, haben naturgemäß auch die trennenden Parenchymmassen Plattenform, wir nennen sie Parenchymplatten; wenn dagegen die Masse der trachealen Elemente innerhalb des Tracheenteils über die des Parenchyms überwiegt, und auf Querschnitten kleine Gruppen von Parenchym in die Masse der Tracheen eingeschlossen erscheinen, so stellen diese Parenchymelemente innerhalb der räumlichen Ausdehnung des Tracheenteils Parenchymzüge dar. A. Meyer (1907 S. 127) spricht von Bündelstrahlen, de Bary (1877 S. 336, 337) von markstrahlartigen Parenchymreihen. Allgemein verstand er unter Gefäßteilparenchym die parenchymatischen Zellen des Gefäßteils der Leitbündel. Strasburger (1908 S. 96) spricht von Vasalparenchym, Haberlandt (1909 S. 316, 17) von Hadromparenchym.

Leitbündel. „Fügen sich ein oder mehrere Sieb- und Tracheenteile zusammen, so entsteht ein vollständiges Leitbündel, oder kurz Leitbündel.“ So definiert bei A. Meyer (1907 S. 84 und 189). Für vollständige Leitbündel gebraucht de Bary (1877 S. 242, 328, 417) Gefäßbündel; Strasburger (1908 S. 96) und Haberlandt (1909 S. 316) verwenden den gleichen Ausdruck, letzterer außerdem noch die Bezeichnung: Zusammengesetztes Leitbündel (S. 316). Schwendeners Name Mestom (1874 S. 18) ergibt sich aus der ausschließlichen Betrachtung der Festigkeitsverhältnisse.

Eine Zusammenfügung von Sieb- und Tracheenteilen ist nicht immer durchgeführt. Sieb- und Tracheenteile können isoliert verlaufen und stellen dann Einzelfälle des „unvollständigen Leitbündels“ dar (A. Meyer 1907 S. 85). Innerhalb des sekundären Zuwachses der Achsen und Wurzeln würden sie als Siebteile der Rinde bezw. Tracheenteile des Holzes zu bezeichnen sein. Isolierte Siebteile, also nicht Stränge in unserem Sinne nennen Haberlandt Leptomstrang (1909 S. 316) und Strasburger Kribralstrang (1908 S. 96).

Die allgemein übliche Einteilung der Leitbündel in offene und geschlossene Leitbündel (vergl. Arth. Meyer 1907, S. 86) unterscheidet die Leitbündel betreffs des Vorhandenseins von meristematischem Gewebe nach definitiver Ausbildung der Leitelemente. Geschlossene Leitbündel enthalten an der Grenze von Sieb- und Tracheenteil keine Meristemzone; sie finden sich bei den Monokotyledonen und können hier außerhalb der weiteren Erörterung bleiben. Die Leitbündel der dikotylen Gewächse, die als offene bezeichnet werden, enthalten in ihrem Inneren ein Meristem. Wir wollen bei diesen offenen Leitbündeln aktiv offene und latent offene unterscheiden. Von aktiv offenen sprechen wir in dem Fall, wenn das Bündelmeristem nach definitiver Ausbildung der primären Leitelemente erneut in Tätigkeit tritt. Aktiv offene Leitbündel kommen also allen Organen mit normalem

sekundären Dickenwachstum zu. Den aktiv offenen Leitbündeln stellen wir dann die latent offenen gegenüber und verstehen darunter Leitbündel, wie sie etwa in Blattstielen und Blattnerven vorkommen. Bei ihnen ist die Bildungsmöglichkeit eines sekundären Zuwachses latent vorhanden, weil meristematisches Gewebe im Bündelinneren erhalten bleibt. In normalen Fällen kommt das Meristem aber nicht erneut zur Tätigkeit. Daß es jedoch sehr wohl im Stande ist, neue Leitelemente zu bilden, konnte experimentell bei Blattstielen und Blattnerven gezeigt werden (vergl. H. Winkler 1908 S. 29).

Nach der Form unterscheiden wir nun weiterhin die Leitbündel in Zylinder-, Rinnen- und Rohrbündel, nach der gegenseitigen Orientierung ihrer Gefäß- und Siebteile in radiale, kollaterale, bikollaterale und konzentrische Leitbündel. Eine Definition dieser letzten allgemeinüblichen Bezeichnungen ist an dieser Stelle nicht nötig. Auf die ersteren sei kurz eingegangen.

Zylinderbündel wollen wir ein Leitbündel nennen, das auf allen Querschnitten kreisförmigen oder elliptischen Umriß zeigt und dabei dem inneren Bau nach kollateral oder bikollateral (nicht konzentrisch) ist — von Rinnenbündeln sei gesprochen, wenn der Querschnitt mehr oder minder bogen- oder mondförmige Gestalt annimmt. Auch in diesem Fall kann das Leitbündel kollateralen oder bikollateralen Bau haben. Bündel endlich, die im Querschnitt kreisförmig erscheinen, und bei denen der Siebteil den Gefäßteil völlig umgibt oder umgekehrt von ihm umschlossen wird, in denen also zum mindesten der eine Bündelteil Rohrform hat, heißen Rohrbündel. Alle konzentrischen Bündel sind demnach zugleich Rohrbündel. Sie können mit oder ohne zentrales Parenchym vorkommen, und es kann der Siebteil oder der Gefäßteil außen liegen. Hierher gehören also auch die Bündel, die Haberlandt (1909 S. 318) als leptocentrisch und hadrocentrisch, Strasburger (1908 S. 96) als amphivasal oder amphikribral unterscheidet. Hinsichtlich der bikollateralen Bündel sei bemerkt, daß sie in fertigem Zustand als gleichmäßig fortlaufende Einheiten vorkommen können (Cucurbitaceae vergl. F. C. v. Faber 1904, S. 296), oder sich in ihrem Verlaufe in zwei kollaterale Bündel teilen können, welche ihre Tracheenteile einander zukehren. Man kann sie in letzterem Falle als aus zwei kollateralen Bündeln durch Zusammenlagerung entstanden auffassen (vergl. Perrot 1897 a, S. 350).

Leitbündelgruppe. Wir verfolgten bisher die Zusammenstellung von Tracheen zu Strängen, von Tracheensträngen zu Trachenteilen, von Tracheenteilen und Siebteilen zu Leitbündeln. Es bleibt uns noch die Zusammenfassung mehrerer Leitbündel zu dem höchsten Verbande zur Leitbündelgruppe zu besprechen. In ähnlicher Weise, wie bei der Anordnung der Stränge innerhalb des Tracheenteils eines Leitbündels können wir bei der Anordnung der Leitbündel zu Bündelgruppen unterscheiden: unregelmäßige Anordnung, Anordnung zur Rinne und zum Rohr. Unregelmäßige Anordnung der Leitbündel haben wir bei den Monokotyledonen. Die Leitbündel liegen einzeln im Parenchym. Bei den Dikotyledonen ist diese Anordnung selten, und wo sie vorkommt, muß sie von der bei den Monokotylen vorkommenden streng unterschieden werden. Wir haben eine solche Bündelanordnung z. B. innerhalb der Blattstiele von *Heracleum sphondylium* und anderer Umbelliferen mit vielbündeliger Blattspur. Die Unregelmäßigkeit ist hier durch Zusammendrängung der vielen, in der Blattscheide zur Bündelrinne angeordneten Leitbündel auf dem engen Raum des Blattstieles zustande gekommen. Man muß die Anordnung als entstanden betrachten durch vielfache Faltung der Bündelrinne. — Bei regelmäßiger Anordnung der Einzelbündel unterscheiden wir nach der Form der Gruppe Bündelrinne und Bündelrohr. Der Ausdruck Bündelrohr ist mancherorts z. B. de Bary (1877 S. 294) im Anschluß an Russow, bei der Beschreibung des Leitungssystems in der Achse der Pteridophyten verwandt worden. Sowohl bei der Bündelrinne als dem Bündelrohr sind die Einzelbündel durch Parenchymplatten getrennt, die entweder breiter sind als die Bündel, bei den „lockeren Bündelrinnen“ *(Vicia)* bezw. bei den „lockeren Bündelrohren“ *(Erodium)*, oder schmäler als die Bündelbreite bei den „dichten Bündelrinnen“ und „dichten Bündelrohren“ *(Dictamnus)*. Ueber die Verbindungen der Einzelbündel innerhalb des Rohres siehe unten. Der Beschaffenheit des Gewebes nach unterscheidet man die Parenchymplatten zwischen den Bündeln als Platten aus langgestrecktem Parenchym und typische Markstrahlen, also Platten aus radial gestrecktem Parenchym. Die ersteren finden sich z. B. in den Stielen vieler Blätter *(Pimpinella)* und sind von den typischen Markstrahlen des sekundären Zuwachses unterschieden durch ihre große Höhe, d. h. Länge in vertikaler Richtung Sie bilden keine absolute

Trennungszone der Bündel, sondern sind von Bündelverbindungen durchzogen. Im sekundären Zuwachs sind dann diese Verbindungen so zahlreich, daß die Parenchymplatten ein ganz anderes Aussehen bekommen, das der typischen Markstrahlen. Das Leitungssystem der normalen, sekundär verdickten Achse ist also zu den Leitbündelrohren zu stellen.

Die seitlichen Verbindungen der Leitungsbahnen innerhalb des nächsthöheren Verbandes. Wir haben bisher den Aufbau des Wasserleitungssystems von der niedrigsten Einheit, der einzelnen Trachee ausgehend, zu immer höheren Einheiten fortschreitend dargelegt. Um die Darstellung nicht zu unterbrechen, ist auf den seitlichen Zusammenhang der einzelnen Leitungsbahnen in der nächst höheren Einheit also auf dem Zusammenhang der Einzeltracheen im Strang, der Stränge im Tracheenteil u. s. w. nur kurz hingewiesen worden. Wir müssen jetzt eingehender die hier geltenden Verhältnisse besprechen. Dabei gehen wir wieder aus von der Einzeltrachee. Wir geben eine kurze Uebersicht der verschiedenen Tracheenarten und gehen kurz auf das Vorkommen derselben, soweit es bekannt ist, ein.

Die Einzeltracheen. Im Anschluß an de Bary (1877, S. 172) fassen wir alle Wasserbahnen unter dem Namen Tracheen zusammen und unterscheiden unter den Tracheen Gefässe und Tracheiden. Beiden Arten gemeinsam ist das frühzeitige Absterben des Protoplasten und die eigentümliche Wandstruktur, auf die hier nicht näher eingegangen zu werden braucht. Typisch ausgebildete Tracheiden besitzen eine rings geschlossene Membran, sie gehen aus einer einzigen lebenden Zelle hervor (vergl. Haberlandt 1909 S. 283). Sie legen sich zu mehreren zu langen Reihen aneinander oder liegen vereinzelt, z. B. als Speichertracheiden. Ihrer äußeren Form nach sind die Tracheiden meist langgestreckt und im Vergleich mit den Gefässen englumig. Selten überschreitet ihre Länge 1 mm, doch kann sie in extremen Fällen, z. B. bei *Nelumbium* bis zu 12 cm betragen (Strasburger 1891). Die typischen Gefässe sind aus mehreren lebenden Zellen durch Fusion entstanden. Die Tüpfelschließhäute der Querwände sind mehr oder minder weitgehend resorbiert, doch sind die ursprünglichen Einzelzellen noch als Glieder an dem Gefäß zu erkennen (vergl. Haberlandt 1909 S. 284). Wir sprechen daher von 2,3 oder mehrgliederigen Gefässen. Was die Länge der Gefässe betrifft, so erreicht sie im Durchschnitt wohl 10 cm. Nicht wenige Gefässe erlangen aber viel bedeutendere Längen. Bei Lianen bis zu 5 m (de Bary 1877). „Einzelne Gefässe durchziehen die ganzen Pflanzenorgane, wenige sogar vielleicht den ganzen Pflanzenkörper“ (Strasburger 1891 S. 510). Diese von de Bary begründete Nomenklatur ist dadurch verwirrt worden, daß vielfach die Begriffe Gefäß und Trachee nicht scharf getrennt worden sind. Die Ausdrücke Gefäßbündel, Gefäßteil sind, wie wir es getan haben, durch Leitbündel bezw. Tracheenteil zu ersetzen (A. Meyer 1907 S. 84). Haberlandt (1909 S. 283) verwendet die Bezeichnung Gefäß und Trachee beide im Sinne unserer Tracheen. Jost (1908 S. 79) verwendet Gefäß als Oberbegriff und Trachee im Sinn unserer Gefässe. Nach Strasburger (1891 S. 469) gibt es Uebergänge zwischen beiden Formen der Tracheen. Er nennt sie Tracheotracheide und Tracheidotrachee, oder (1909 S. 115) Gefäßtracheide und Tracheidgefäß und versteht unter der ersteren Gattung solche Tracheiden, die „gefäßartig entwickelt und ebenso funktionierend sind;“ d. h. also lange und relativ weitlumige Tracheiden, z. B. bei Farnen. Tracheidgefässe nennt er: „englumige und den Tracheiden ähnlich gestaltete“ Gefässe. Die Resorption der Tüpfelschließhäute ist bei ihnen nicht in dem Maße wie bei typischen Gefässen durchgeführt. Wir nehmen nur auf die Entwicklungsgeschichte der Tracheen Rücksicht und nennen tracheale Elemente, die aus einer Einzelzelle hervorgegangen sind, Tracheiden, solche, die durch Zellfusionen entstanden sind, Gefässe. In den Wasserleitungsbahnen der Dikotyledonen kommen beide Tracheenarten nebeneinander vor. Nach Haberlandt (1909 S. 295) bestehen die Leitungsbahnen der primären Achse vorwiegend oder ausschließlich aus Gefässen, die seitlichen Abzweigungen der Hauptleitungsbahnen, die z. B. in den Laubblättern das dichte Bündelnetz bilden, sind hauptsächlich oder ausschließlich aus Tracheiden zusammengesetzt, ebenso finden sich solche in den „seitlichen Anastomosen der Gefäßteile benachbarter Leitbündel oder des sekundären Holzkörpers.“

Tracheenverbindungen. Verfolgen wir nun zunächst die Verbindungen mehrerer Tracheen innerhalb eines Stranges. Wie wir sahen, grenzen die Tracheen im Strang Wand an Wand. Die Tüpfel korrespondieren miteinander. Es könnte der Fall konstruiert werden, daß die Tüpfelschließ-

häute, die zwei einander berührenden Tracheen gemeinsam sind, resorbiert würden in gleicher Weise wie an der gemeinsamen Querwand zweier Gefäßglieder. Wäre dieser Fall verwirklicht, so ständen die Lumina beider Tracheen in ebenso vollkommener Verbindung, wie die Glieder eines Gefässes, und man könnte dann von offener Verbindung zweier Nachbartracheen sprechen. Eine solche offene Tracheenverbindung habe ich an Längsschnitten von Blattstiel- und Spindelbündeln bei *Polemonium* und *Pimpinella* vergebens gesucht. Die beobachteten Gefäßverbindungen innerhalb der Stränge bestanden also stets darin, daß die Tüpfel beider Gefässe miteinander korrespondierten, die Schließhaut jedoch erhalten war. Wir wollen dann sagen: die Gefässe stehen in halboffener Verbindung. Nach der gegebenen Definition des Tracheenstranges (siehe oben) stehen also, soweit wir wissen, alle Tracheen für die ganze Länge des Stranges miteinander in halboffener Verbindung.

Strangverbindungen. Wir gehen über zur Betrachtung der Verbindungen mehrere Tracheenstränge untereinander. Querschnittsbilder durch Tracheenteile lassen die Tracheenstränge als völlig isoliert und durch Tracheenteilparenchym getrennt erscheinen; Längsschnitte und besser die genaue Verfolgung einer Serie von Querschnitten lassen dann aber die Art und Weise erkennen, in der die Stränge innerhalb des Bündelteils in Zusammenhang stehen — die Einzeluntersuchungen sind bei den betreffenden Typen wiedergegeben und zwar bei *Pimpinella peregrina* für Bündel mit Tracheenzügen, bei *Polemonium* für Bündel mit Tracheenplatten. Das Allgemeine und die angewandten Bezeichnungen seien schon an dieser Stelle angeführt. Zunächst unterscheiden wir diffuse Verbindungen und innere Verbindungen. Der Unterschied ist weiter unten angegeben, und ich beginne mit der Besprechung des ersten Verbindungstypus.

Als diffuse Verbindungen wollen wir jene beiden Verbindungsarten zusammenfassen, die in der schematischen Fig. 1 vereinigt sind. Die Figur mag etwa ein kleines Plattenbündel von *Polemonium coeruleum* darstellen. Gezeichnet sind drei Tracheeplatten und zwischen ihnen zwei Verbindungen, die wir beide zu den diffusen zählen, und die doch, wie der erste Blick erkennen läßt, verschiedener Art sind. Eine Verbindung, wie bei A zwischen Platte I und II wollen wir als Strangverbindung im engeren Sinne bezeichnen. Wie die Figur erkennen läßt, tritt eine Trachee A aus einem Tracheenstrang (I) aus und fügt sich in den anderen (II) ein, in dem sie dauernd verbleibt. Anders liegen die Verhältnisse bei der zwischen den Platten II und III gezeichneten Verbindung. Wir nennen eine solche Verbindung eine Strangbrücke. Der wesentliche Unterschied gegenüber der Strangverbindung ist der, daß bei der Strangbrücke ein Uebertritt von Tracheen nicht stattfindet, sondern nur eine kurze Trachee sich in halboffener Verbindung an die Tracheen beider Stränge anlegt. Strangverbindungen führen dazu, daß ein Bündelquerschnitt Tracheen innerhalb eines Stranges trifft, die weiter unterhalb ganz anderen Strängen angehörten. Das Vorhandensein von Strangbrücken dagegen wird sich bei zwei genügend weit von einander entfernten Querschnitten nicht erkennen lassen. Die Zusammenfassung der Tracheen zu Strängen ist ganz unverändert erhalten. Vergl. die genaue Darstellung von Strangverbindungen innerhalb des Bündels von *Pimpinella* und die Darstellung von Strangbrücken bei *Polemonium*.

Beide Arten von Verbindungen stellen, wie das Schema erkennen läßt, nur einen relativ losen Zusammenhang der Stränge dar. Bei *Polemonium* z. B. erscheinen die Stränge jugendlicher Bündel auf fast allen Querschnitten isoliert, weil die Verbindungen nicht häufig auftreten. Zudem umfassen sie selten mehr als eine Trachee und treten fast nie so gleichzeitig zwischen mehr als 2 Platten auf, wie die Figur es zeigt. Dieser Umstand gab Veranlassung, solche einzeln auftretende Verbindungen als diffuse zu bezeichnen und den inneren gegenüberzustellen, von denen nunmehr die Rede sein soll.

Der Name innere Verbindung soll andeuten, daß sie stets im Bündelinnern, d. h. an der Grenze des Gefäßteils gegen den Siebteil, sich findet. Im Gegensatz zu der diffusen, stellt sie eine auf der ganzen Länge des Bündels ununterbrochene Verbindung aller Tracheenstränge dar. Bei einem Bündel mit Tracheenplatten zeigt also, falls innere Verbindung vorliegt, wie bei definitiv ausgebildetem Spindelmittelbündel von *Polemonium*-Blattstiel jeder Querschnitt an der Grenze gegen den Siebteil alle Tracheenplatten durch zwischengeschaltete Gefässe oder auch Tracheiden in seitlicher Verbindung. Die innere Verbindung kann, wie die diffuse echte Strangverbindungen enthalten, oder, was wenigstens bei *Polemonium* bei weitem vorherrscht, aus Strangbrücken bestehen. Zumeist ist festzustellen, daß

vor definitiver Ausbildung des Bündels die Tracheenstränge nur in diffuser Verbindung stehen (Bündel mit Tracheenzügen bei *Pimpinella*, mit Tracheenplatten bei *Polemonium*). Späterhin aber werden auch vor den bisherigen Parenchymplatten Tracheen erzeugt, so daß von jetzt ab innere Verbindung hergestellt wird. Durch Ausbildung dieser Verbindungen geht ein Bündel mit Tracheenplatten, das bisher mehrsträngig war, in ein einsträngiges über, und auch ein Bündel mit Tracheenzügen nähert sich, zumal wenn die Tracheen-Erstlinge außer Funktion gesetzt werden, einem einsträngigen Bündel. Gegenüber unserer zergliedernden morphologischen Terminologie müssen wir jetzt betonen, daß unter den Tracheensträngen des Einzelbündels reichliche und mannigfaltige Verbindungen stattfinden. Bei der physiologischen Arbeit des Bündels kann dieses daher unter Umständen als Einheit wirken.

Bündelverbindungen. Wenden wir uns nunmehr zur Betrachtung des Zusammenhanges der Tracheenteile der Einzelbündel innerhalb der Bündelgruppen. Allgemein ist zu sagen: Verbindungen zwischen Tracheenteilen kommen zustande durch Verbindungen ihrer Einzeltracheen. Wir können bei den Bündelverbindungen unterscheiden zwischen Bündelverbindungen im engeren Sinne und Bündelbrücken. Von echten Verbindungen werden wir, wie bei den Strangverbindungen wieder dann sprechen, wenn Tracheen des einen Bündels oder auch ganze Tracheenstränge desselben in das andere Bündel übertreten und in gleicher Weise wie die Einzeltrachee bei den echten Strangverbindungen nun innerhalb dieses zweiten Bündels verlaufen. Es können sich übrigens die so in das Bündel eingetretenen Tracheen auch an den oben beschriebenen Strangverbindungen beteiligen, und dadurch innerhalb des Bündels auch in Tracheenstränge gelangen, die dem Nachbarbündel, aus dem die Tracheen stammen, abgewandt sind. So findet also oft eine völlige Durchmischung der Tracheen der echten Bündelverbindung mit den Tracheen des Bündels, das die Verbindung empfängt, statt.

Den Bündelverbindungen im engeren Sinne stellen wir die Bündelbrücken gegenüber, die entstehen, wenn Tracheen zweier Bündel nur durch kürzere Einzeltracheen oder zu kurzen Strängen zusammengelagerte kurze Tracheen verbunden sind. Die Tracheen der Bündelbrücke legen sich also an die Leitelemente beider Bündel in halboffener Verbindung an und nach kurzer seitlicher Berührung mit denselben keilen sie aus.

Die besprochenen beiden Arten der Bündelverbindungen finden sich nicht nur zwischen zwei Bündeln, die parallel nebeneinander verlaufen und zwischen denen dann ein mehr oder weniger starkes Bündel die Verbindung herstellt, sondern auch dann, wenn mehrere Bündel über eine kürzere oder längere Strecke vereintläufig werden. Die Bündel legen sich dann in ihrer Gesamtheit aneinander und auf dieser ganzen Strecke der Vereintläufigkeit können die Tracheenstränge beider Tracheenteile durch echte Strangverbindungen oder auch durch Strangbrücken miteinander in Verbindung stehen. Finden sich nur Strangbrücken vor, so können oberhalb der Trennungsstelle beider Bündel in keinem derselben dauernd Tracheen enthalten sein, die dem andern Bündel entstammen. Beim Vorhandensein von echten Strangverbindungen muß dagegen eine mehr oder minder weitgehende Durchmischung der Tracheen beider Bündel stattfinden. Während wir bei der erstbesprochenen Art der Bündelverbindungen zweier parallel verlaufender Bündel durch einen Querast im allgemeinen bei unserer aufsteigenden Betrachtungsweise sagen können: das eine Bündel gibt einen Ast an das andere ab, läßt sich bei vorübergehender Vereintläufigkeit zweier Bündel in dieser Hinsicht keine Entscheidung treffen, und es wird in der Regel so sein, daß ein wechselseitiger Austausch von Tracheen stattfindet, wenn nicht die Verbindung auf das Vorhandensein von Strangbrücken beschränkt ist. Dieser letzte Fall ist jedenfalls häufig. Vergl. *Clematis* und *Erodium*, oberes Mittelbündel.

Einige weitere im Folgenden angewandte Bezeichnungen.

Es sei noch kurz auf einige weitere im Folgenden verwandte Bezeichnungen eingegangen. Unter Blattspur verstehen wir dasselbe, was de Bary (1877 S. 244) im Anschluß an Hanstein darunter versteht. Da wir vom Achsenbündelrohr das Wasserleitungssystem in die Blätter aufsteigeud verfolgen, so definieren wir also die Blattspur als die Gesamtheit der Leitungsbahnen, die aus dem Bündelrohr der Achse ausgebogen werden, um in den Blattgrund einzutreten. Die Blattspur ist somit charakterisiert durch die auf dem Querschnitt durch die Insertionsfläche des Blattes an der Achse auftretenden Leitungsbahnen. Wir sprechen von ein oder mehrbündeligen Blattspuren, im Gegensatz

zu dem von de Bary verwandten Ausdruck ein- oder mehrsträngige Spuren, da wir Strang in anderem Sinne definierten (siehe oben). Die Bezeichnung Blättchenspur ist analog gebildet. Wir verstehen darunter die Gesamtheit der aus den Spindelbündeln in das Blättchen abgegebenen Leitungsbahnen, wie sie auf einem Querschnitt durch die Insertionsstelle des Blättchens an der Spindel erscheinen. Den Ausdruck Blattgrund verwenden wir in dem von Eichler (1865 S. 8) definierten Sinne. Blattbasis und Blättenchenbasis bezeichnen die Uebergangsstelle vom Blattstiel in die Blattspreite, beziehungsw. vom Stielchen in die Blättchenspreite.

III. Die Untersuchungsmethoden.

A. Anatomische Untersuchungen.

Eine erste Aufgabe war es, einen Einblick in den Leitbündelverlauf der Fiederblätter bei einer möglichst großen Zahl von Arten der verschiedensten systematischen Gruppen zu erlangen. Die in der Literatur vorliegenden Hinweise und Untersuchungen umfassen nur wenige Formen, vergl. L. Petit (1889). Allein die Klasse der Ranunkulazeen ist genauer untersucht (siehe bei *Clematis*) Mansion (1897), Lenfant (1897).

Eine Methode, die sehr wohl geeignet war, einen in den wesentlichsten Teilen klaren Ueberblick über den Bündelverlauf zu ergeben, und die bei all' diesen Voruntersuchungen zur Verwendung kam, bestand darin, die Blattstiele, Achsenanschlüsse, Spindelknoten und Internodien in einer Lösung von Chloralhydrat (vergl. A. Meyer 1907 S. 206) aufzuhellen. Es trat bei den meisten Objekten bald, bei einigen freilich erst nach tagelang andauernder Behandlung eine so weit gehende Aufhellung ein, daß man die in Glycerin übergeführten Objekte unter dem Binokular sehr wohl auf ihren Bündelverlauf, zuweilen bis in recht feine Einzelheiten hinein untersuchen konnte. Eine nachfolgende Färbung des ganzen Objektes mit Phloroglucin-Salzsäure erleichterte die Untersuchung manchmal wesentlich. Bei manchen Arten allerdings, die etwa besonders starke Sklerenchymscheiden um das Bündelrohr aufzuweisen haben, ferner bei solchen, deren Leitbündelverlauf durch übergroße Anzahl der Bündel kompliziert war, in allen Fällen aber an den Spindelknoten, als den Stellen der weitestgehenden Bündelverzweigung und -Verbindung, bedurften die mit der Aufhellungsmethode gewonnenen Ergebnisse durchaus einer genaueren Prüfung, die in vielen Fällen eine Berichtigung ergab. Handschnittserien, wie sie besonders für die Uebergangsstellen von Blattstiel in die Achse angefertigt wurden, gaben schon besseren Einblick. Auf möglichst genauer Verfolgung solcher Schnittserien basieren die von Petit (1889) gelieferten Beobachtungen. Für die genaueste Untersuchung der Spindelknoten, Blattgründe und Blättchenbasen aber erwies sich die Anfertigung langer Mikrotomschnittserien als durchaus unerläßlich. Die zu untersuchenden Objekte wurden einer Vorbehandlung mit Eau de Javelle unterzogen, bis sie völlig gebleicht erschienen, und dann in Paraffineinbettung geschnitten. Es wurden Schnittserien von 10—20 μ Schnittdicke und bis zu 1200 Schnitten angefertigt und auf dem Objektträger mit konzentrierter alkoholischer Safraninlösung gefärbt. Die beste Färbung ergab sich, wenn man die Safraninlösung auf dem Objektträger eintrocknen ließ. Nachfolgende Behandlung mit absoluten Alkohol lieferte bei den meisten der untersuchten Spezies eine schöne Differenzierung, so daß nunmehr von Schnitt zu Schnitt fortschreitend der Bau des Bündelsystems untersucht werden konnte. In vereinzelten Fällen, in denen sich Safranin zur Tinktion als ungeeignet erwies, kam statt dessen eine Lösung von Haemalaun (P. Meyer) zur Verwendung, die zwar keine so distincte Färbung ergab, dagegen genaue Verfolgung der Bündelbahn sehr wohl gestattete.

An Hand dieser Methode, die Fehler so gut wie ganz ausschließt, gelang es, die auf Grund der Aufhellungsmethode gefundenen Haupttypen bis in ihre feineren Einzelheiten zu untersuchen. Sie ermöglichte zugleich eine genaue, zahlenmäßig belegte, also den natürlichen Proportionen durchaus entsprechende Wiedergabe der Typen. Die beigegebenen Schemata gestatten also den Ort jeder Bündel-

verbindung oder Spaltung in seiner Lage zu andern Verbindungen u. s. w. zahlenmäßig exakt abzulesen. Es erwies sich allerdings als notwendig, die Masse auf eine feste Mittellinie der unteren Querschnittsfigur zu beziehen; um also die genaue Bündelverteilung auf einem beliebigen Querschnitt zu erhalten, ziehe man zu jener Grundlinie in dem jedesmaligen Abstande eine Parallele durch das Schema. Der Durchchnitt mit den Bündelbahnen ergibt uns eine Punktreihe, aus der im Anschluß an die perspektivische Darstellung des Basalschnittes des Schemas das Bild der Bündelverteilung an der betreffenden Stelle leicht abzuleiten ist. Ich glaube jedenfalls, daß diese Darstellungsmethode den bisher verwandten vorzuziehen ist, weil sie übersichtlich und zugleich zahlenmäßig exakt ist und die Hauptunterschiede der Typen sofort hervortreten läßt. Petit (1889) reproduziert mehrere Querschnittsbilder, Sterckx und Lenfant zeigen das Bündelsystem in eine Ebene ausgebreitet. In einzelnen Fällen, die bei den betreffenden Typen besonders bezeichnet sind, ist von der genauen Wiedergabe der zahlenmäßigen Verhältnisse abgesehen, und die Schemata sind als rein perspektivische Zeichnungen entworfen. So beispielsweise bei *Dictamnus,* wo sich nur so eine klare Vorstellung des Bündelverlaufes geben ließ, desgleichen bei den Spindelknoten von *Pimpinella peregrina.* Aus dem Text ist jedoch in all diesen Fällen jede Bündelverzweigung und Verbindung u. s. w. zahlenmäßig festgelegt zu entnehmen. Bei *Pimpinella* sind zudem die Querschnittsbilder zur Vervollständigung beigegeben.

B. Physiologische Untersuchungen.

Nachdem auf Grund der angegebenen anatomischen Untersuchungen der Bau des Leitungssystems innerhalb der gewählten Blattypen genau ermittelt war, wurden die Blätter einer Reihe von physiologischen Versuchen unterworfen, aus denen sich die Wirkungsweise der Leitungsbahnen unter verschiedenen äußeren Bedingungen ergab. Die Methoden und Apparate sind von Herrn Professor Meyer angegeben worden (vergl. auch Spanjer 1889).

Die Versuche wurden mit abgeschnittenen Blättern oder blattragenden Achsenteilen in einem Versuchshof angestellt, wo unterhalb eines Glasdaches bei uneingeschränktem Luftzutritt und meist direktem Sonnenlicht der Tisch mit den Versuchsapparaten aufgestellt war. Die Versuche lassen sich in zwei Hauptreihen einteilen: erstens Saugversuche, zweitens Druckversuche. Außer diesen unter 1 und 2 beschriebenen Versuchsanordnungen kamen noch einige weitere zur Verwendung, die kurz als Versuchsreihen 2a, 3 und 4 bezeichnet sind (siehe unten).

1. Saugversuche.

Fig. 2 zeigt die Versuchsanordnung. Der lange Schenkel S des Uförmig gebogenen Glasrohres hat einschließlich des angeschmolzenen Einfülltrichters eine Länge von 1,20 m. Der kurze Schenkel s geht nach oben in ein weiteres Glasrohr über. Das Urohr wird mit Wasser gefüllt. In die Bohrung des Korkes K ist mittels Watte und Wollfett der Stiel des Versuchsblattes luftdicht eingesetzt, sodaß er mit einer frischen Schnittfläche in das Wasser U Rohres taucht. Der lange Schenkel S wird mit Wasser völlig gefüllt. Alsdann wird oberhalb des Korkes ein bestimmter Teil der Wasserleitungsbahnen des Blattstiels durch einen Schnitt geöffnet und ein über das Blatt gezogenes beiderseits offenes Röhrchen G dem Kork aufgesetzt, und mit Farb- oder Salzlösung gefüllt. Die Versuchsbedingungen sind also die folgenden: alle durch frische Schnittfläche geöffneten Leitungsbahnen tauchen in das reine Wasser der U Röhre ein und stehen unter dem geringen Ueberdruck des im langen Schenkels befindlichen Wassers, ca. 0,1 Atm. Die innerhalb des Röhrchens G geöffneten Bahnen stehen der Farblösung offen, die unter Atmosphärendruck, als im Vergleich zu dem Wasser in den anderen Bahnen unter etwas geringerem Druck steht (vergl. Kap. V, 2). In allen Bündeln bewirkt die gleichmäßige Transpiration der Blattspreite eine gleichmäßige Saugung; in einzelnen Bündeln aber ist die aufsteigende Flüssigkeit Farblösung in den anderen Wasser.

Als Farbflüssigkeit erwies sich eine wässrige Lösung von Eosin (Dr. G. Grübler, Leipzig, 0,1 g Eosin auf 100 ccm Wasser) als besonders geeignet. Die von Spanjer (1898 S. 49) für seine Versuche

ebenfalls mit Erfolg verwandte Lösung von Methylgrün eignete sich für unsere Versuche wenig, weil sie innerhalb der grünen Blattspreite nicht genug hervortrat. Methylenblau, in wässriger Lösung erwies sich im allgemeinen als ungeeignet, da es infolge starker Absorption schwierig aufstieg und ähnlich dem Methylgrün innerhalb der Spreite schwer festzustellen war. Dagegen war es manchmal mit Vorteil zu benutzen, wenn bei teilweisem Anschnitt eines Bündels die Ausbreitung der Farbe innerhalb desselben an Querschnitten verfolgt werden sollte. Außer mit Farbstoffen wurden die gleichen Versuche auch unter Verwendung von Salzlösungen gemacht, deren Eindringen in bestimmte Bahnen durch Hervorrufung von Niederschlägen innerhalb des Bündelnetzes sichtbar gemacht wurde. Zur Anwendung kam Eisenchlorid in wässriger Lösung. Die Ausfällung wurde durch Kochen der Blätter in gelbem Blutlaugensalz bewirkt. Die Bläuung der Adern war oft sehr deutlich. Endlich kann auch Lithiumchlorid in gleicher Weise aufgenommen und seine Verbreitung spektroskopisch nachgewiesen werden.

Natürlich konnten diese Versuche nur mit Blättern gelingen, welche einen genügenden Transpirationsstrom unterhielten. Naturgemäß ist die Größe der Transpiration zuerst abhängig von der relativen Luftfeuchtigkeit, zu deren Bestimmung ein im Schatten neben dem Versuchstisch hängendes Hygrometer angewandt wurde (Hygrometer „Draka“ von Dr. A. Katz). Ferner wurde darauf geachtet, ob die Blätter ihre Spaltöffnungen bei den Versuchen offen hielten. Es wurde deshalb mittels der Infiltrationsmethode (vergl. E. Stein 1912, H. Molisch 1912) geprüft, ob die Spaltöffnungen der Versuchsblätter offen waren. Es ergab sich dabei die Notwendigkeit, die Versuche Nachmittags gegen 5 Uhr zu beenden, da nach dieser Zeit infolge weitgehenden Spaltöffnungsschlusses keine genügende Saugung mehr eintrat, selbst wenn die relative Luftfeuchtigkeit nur 30 bis 35 % betrug. Hingegen war am frühen Morgen selbst bei hoher Feuchtigkeit (70—75 %) noch ein kräftiger Farbaufstieg häufig zu bemerken. Versuche, die beispielsweise am Spätnachmittag angesetzt waren und bis zum Abend keine Rötung ergeben hatten, zeigten morgens um 8 Uhr fast stets das gewünschte Ergebnis. Daß die Luftbewegung von Bedeutung ist, versteht sich von selbst. Auffallend ist es, daß aber auch die Natur der verwandten Blätter von hoher Wichtigkeit ist und daß manche überhaupt ungeeignet sind, sei es, daß sie welken oder ohne Rötung turgeszent bleiben z. B. *Amizia zygomeris, Dictamnus, Rumex acestosa* u a.

2. Druckversuche.

Zu den Versuchen einer zweiten Reihe, die kurz als Druckversuche bezeichnet werden sollen, weil die Farb- bezw. Salzlösung unter Wirkung eines Ueberdrucks in das Leitungssystem eingepreßt wird, wurde anfangs der für Saugversuche beschriebene Apparat verwandt. Der Blattstiel wurde bei diesen Versuchen dem Korkstopfen K luftdicht eingefügt, an seinem unteren Ende verkohlt und mit Fett zugeschmolzen. Als bestgeeignet erwies sich dabei ein Gemisch von einem Teil Kolophonium, 3 Teilen Bienenwachs und 16 Teilen Wollfett. Zwischen dem so geschaffenen Abschluß aller Blattstielbündel und dem unteren Ende des Korkes wurde dann ein Teil der Bündel durch einen Einschnitt geöffnet, und nunmehr der Kork in den kurzen Schenkel s des U Rohres eingesetzt. Das U Rohr war in beiden Schenkeln bis zur Höhe des kurzen Schenkels mit Farb- bezw. Salzlösung gefüllt, und ein Ueberdruck der Lösung wurde nun einfach durch Einfüllen von Quecksilber in den langen Schenkel hergestellt. Später wurde dieser primitive Apparat, dessen Handhabung sich als recht unbequem erwies, durch einen anderen ersetzt, wie ihn Fig. 3 darstellt. Die Handhabung dieses Apparates ist kurz die folgende. Das in gleicher Weise wie oben vorbereitete Versuchsblatt, dem Kautschukstopfen K luftdicht eingefügt, taucht in die mit Eosin oder Salzlösung gefüllte dickwandige ca. $^1/_2$ Ltr. fassende Flasche Fl. ein. Mittels eines horizontalen Glasrohres G, an das der durch Glashahn hn_2 absperrbare Einfülltrichter t angeschmolzen ist, und eines 20 cm langen Vacuumschlauches s steht die Flasche fl in Verbindung mit dem knieförmig gebogenen, durch Glashahn hn_3 absperrbaren Kugelrohr kg und dem ca. 1,20 m langen Druckschlauch S, der den unbeweglichen Schenkel S des einfacheren Apparates ersetzt und ebenso, wie das Gefäß Hg mit Quecksilber gefüllt ist. Stellen wir nach Abschluß der Hähne hn_1 und hn_2 durch Oeffnen des Hahnes hn_3 die Verbindung der Flasche Fl mit

der Drucksäule S her, so steht das Eosin in der Flasche unter dem Druck der Quecksilbersäule, deren Höhe durch Heben und Senken des Gefässes Hg variiert werden kann. Diese Versuchsanordnung bedingt also innerhalb des Versuchsblattes folgende Verhältnisse: während ein Teil der Blattspurbündel dem direkten Eintritt von Farblösung verschlossen ist, wird in einen anderen die Lösung unter stärkerem Ueberdruck eingepreßt. Es besteht also im Gegensatz zu den Versuchsbedingungen bei der Versuchsreihe 1 ein Druckgefälle von den geöffneten mit Farbstoff in Verbindung stehenden Bahnen zu den ungeöffneten Bahnen hin. Die Transpirationssaugung ist bei diesen Versuchen im gesamten Blattgebiet ungehemmt und gleichmäßig stark wirksam.

Versuchsanordnung 2a: Druckversuche bei völlig verhinderter Transpiration.

Die Versuche wurden in gleicher Weise, wie die unter 2 beschriebenen angestellt, nur wurde die Transpiration des Versuchsblattes, die bei der Versuchsreihe 2 in allen Spreitenteilen gleichmäßig stattfinden konnte, nunmehr in der ganzen Spreite verhindert. Es wurde eine wasserdampfgesättigte Atmosphäre um das Versuchsblatt geschaffen, dadurch, daß dicht oberhalb des Gummistopfens K (in Fig. 3) eine mit einem Loch versehene runde Kartonscheibe angebracht wurde, durch deren Loch der Blattstiel durchgezogen war. Ueber das Versuchsblatt wurde dann eine mit nassem Fließpapier ausgekleidete Glasglocke übergestülpt und auf diese Weise der wasserdampf-gesättigte Raum hergestellt. Wenn nunmehr die Verbindung mit dem Druckschlauch durch Oeffnen des Hahnes hn_3 stattfand, so ergaben sich innerhalb des Versuchsblattes folgende Verhältnisse: in einen Teil der Blattspurbündel wird unter Ueberdruck Eosin eingepreßt, ein anderer Teil ist verschlossen; die Transpiration ist in dem ganzen Blatte in gleicher Weise ausgeschlossen.

Versuchsanordnung 3.

Das Versuchsblatt wurde einfach mit dem Stiel in ein Glas mit Farblösung gestellt, so daß alle Blattspurbündel in die Lösung eintauchten. Oberhalb des Flüssigkeitsspiegels wurde alsdann ein Teil der Bündel durchschnitten und nun der ganzen Blattspreite die Transpiration in gleicher Weise ermöglicht. Die Verhältnisse im Versuchsblatt sind also die folgenden: alle Spreitenteile transpirieren gleichmäßig, aber nur ein Teil der Blattspreite steht durch die ihn versorgenen Blattspurbündel in direkter Verbindung mit der Farbstofflösung, ein anderer Teil der Spreite hingegen vermag auf direktem Wege keinen Ersatz für die Transpirationsverluste zu bekommen, da die ihn versorgenden Blattspurbündel durchschnitten sind.

Versuchsanordnung 4.

Eine vierte Versuchsanordnung, bei der ungleichmäßige Transpiration verschiedener Spreitenteile bei gleichem Druck erreicht wurde, ist im Kapitel V, 2 angegeben. Es sei an dieser Stelle nur darauf verwiesen.

IV. Morphologische und physiologische Charakterisierung der von mir untersuchten Typen der Fiederblätter.

In diesem Kapitel sollen die Resultate der morphologischen und physiologischen Untersuchungen einer Reihe von Fiederblättern mitgeteilt werden, welche als Beispiele für die von uns aufgestellten Typen dienen sollen. Die zu den einzelnen Typen gehörigen Blätter, die nicht genauer untersucht worden sind, sind bei jedem Typus angegeben.

1. Typus Polemonium coeruleum.

Kurze Charakteristik des Typus: Blattspur einbündelig. Fast alle Leitungsbahnen jederzeit in seitlicher Verbindung, Blättchenspur einbündelig. Abgabe der Blättchenspur an den Rinnenflanken des Spindelbündels.

Zur vergleichenden Untersuchung gelangten *Polemonium coeruleum, Polemonium pauciflorum, Cobaea scandens.* Von Einzelheiten abgesehen sind die Bündelsysteme bei allen Spezies nach demselben Schema gebaut. Die genauere Untersuchung wurde bei *Polemonium coeruleum* ausgeführt.

Anatomische Untersuchungen.

Aeußere Morphologie des Blattes. Die Blätter von *Polemonium coeruleum* haben bei völliger Ausbildung einen langen rinnenförmigen Blattstiel und eine von diesem nicht abweichende Spindel, die allmählich dünner wird und eine große Anzahl, zuweilen über 25 Blättchen trägt. Im allgemeinen stehen die Blättchenpaare auf gleicher Höhe. Im unteren Teile der Spindel freilich sind sie nicht selten gegeneinander verschoben. Die untersten Blättchen sind ganz kurz gestielt, die oberen sitzend. Meist unterscheidet sich das Endblättchen in der Form kaum von den übrigen, doch kommt auch eine Verwachsung mit dem obersten Paare vor. Die paarigen Blättchen sind in der Ausbildung meist basal gefördert, doch ist die Förderung unbedeutend. Das Endblättchen ist völlig symmetrisch. Grundständige Blätter haben sehr lange, achsenständige kürzere und flachere Stiele.

Anschluß des Blattes an die Achse. Zum besseren Verständnis ist eine kleine Skizze des Leitungssystems an einer Achsenknotenstelle in perspektivischer Zeichnung beigegeben (vergl. Fig. 4 A). Die Achse enthält ein geschlossenes Bündelrohr, in dem durch primäre Markstrahlen getrennte primäre Leitbündel nicht mehr ohne weiteres zu unterscheiden sind. Radiale Platten von Tracheen dringen tiefer in das zentrale Mark vor, zwischen sich Parenchymplatten belassend. Gegen den Siebteil hin keilen sich diese Parenchymplatten aus, so daß das Holz ein gänzlich geschlossenes Rohr bildet. Der Anschluß der Blattstielbündel an das Bündelrohr der Achse vollzieht sich, wie die Skizze erkennen läßt, dergestalt, daß das im Querschnitt anfangs kreisrunde Bündelrohr mehr und mehr zur Ellipse gedehnt wird. Ein rinnenförmiges Stück des Bündelrohres, dessen Mediane in den langen Durchmesser der Ellipse fällt, wird stärker ausgebogen und löst sich aus dem Zusammenhang los. Nach Ablösung dieser Rinnen schließen sich die der Achse verbleibenden Leitelemente aufs neue zu einem Rohr zu-

sammen. Auf dieser Höhe hat jedoch schon an beiden Ellipsenpolen eine Einschnürung stattgefunden, durch deren weiteren Fortschritt das Rohr in drei Rohre zerspalten wird; das mittlere größte ist das Bündelrohr des nächstoberen Achseninternodiums, die beiden seitlichen zwischen Blattstielbündel und Achsenbündelrohr stellen die Bündelrohre der Blattachselsprosse dar. Erwähnt sei, daß innerhalb des Bündelrohrs im Mark, dessen Zellen sonst unverholzt sind, je eine ca. 10 Zellen breite, 2—3 Zelllagen dicke Gewebeplatte von der Form nach unveränderten Markparenchymzellen verholzte Wände aufzuweisen hat. Diese besonders ausgebildeten Parenchymplatten beginnen kurz vor der Loslösung der Blattstiel-Rinnenbündel und spitzen sich nach oben hin zu, bis sie auskeilen, sobald das Achsenbündelrohr wieder geschlossen ist. Sie liegen also von innen wie zwei Schilde vor den Oeffnungen, die das Achsenbündelrohr durch Abgabe der Blattspuren erleidet.

Bündelverlauf im Blattstiel. Die Blattspur wird, wie wir sahen, durch ein einzelnes, rinnenförmiges Bündel dargestellt. Sie ist also einbündelig. Unterhalb des ersten Fiederpaares, am Ende des Blattstieles tritt uns neben diesem großen Rinnenbündel beiderseits in den Flanken des Blattstiels je ein freilich relativ kleines, kollaterales Zylinderbündel entgegen. Diese Seitenbündel sind innerhalb des Blattstieles und zwar erst ziemlich hoch vom Mittelbündel abgegliedert, ganz in gleicher Weise wie es weiter oben für die Seitenbündel der Spindelinternodien beschrieben ist. Diese innerhalb des Blattstieles abgegliederten Seitenbündel sind jedoch meist größer als die analogen Bündel der Spindelinternodien, so daß sie bei der geringen Größe des untersten Blättchenpaares oft zu dessen Versorgung ausreichen.

Bündelverlauf innerhalb der Spindel (vergl. Fig. 4). In die Spindel treten außer dem großen rinnenförmigen Mittelbündel m also noch die erwähnten kleinen Seitenbündel a und a' ein, die evtl. noch ein zweitesmal gespalten sind, so daß der letzte Blattstielquerschnitt 5 Bündel: ein großes m und vier kleine a, a' und b, b' aufzuweisen hat. Das Mittelbündel durchzieht die Spindel in ihrer ganzen Länge, wobei es an Umfang immer kleiner wird, dadurch, daß es in jedes Blättchen einen Zweig abgibt. Die beiden untersten Blättchen werden, wie erwähnt, ohne Beteiligung des Mittelbündels ausschließlich von den Seitenbündeln versorgt, nachdem diese ihrerseits je ein kleines Bündel abgegeben haben, das dem Mittelbündel parallel das Internodium durchzieht. Auf der Höhe des nächsten Knotens findet die Anlagerung der inneren der Seitenbündel b bezw. b' (Fig. 4) an den austretenden Ast des Mittelbündels m statt, bei c; das äußere der Seitenbündel a tritt als selbständiges Bündel d in das Blättchen ein, stets jedoch durch eine Bündelverbindung, mit dem Blättchen-Mittelnervbündel n verbunden. Die Verhältnisse entsprechen der Förderung der basalen Blättchenhälfte. Oft findet sich dicht unterhalb der Knotenstelle eine Verbindung zwischen den beiden Seitenbündeln; die Verbindung α ist auch in diesem Falle vorhanden. Kurz vor und nach dem Empfang des einen Seitenbündels gibt das Blättchenspurbündel n je ein Bündelchen f bezw. e in das nächsthöhere Internodium ab, so daß die Gesamtzahl der Spindelbündel dadurch wieder auf 5 erhöht ist. Bei höheren Internodien ist nur je ein Seitenbündel entwickelt (nur die durch ausgezogene Linien dargestellten Bündel in Fig. 4). Das Seitenbündel a tritt dann, wie ersichtlich in die basale Blättchenhälfte ein, jedoch nie ohne die Verbindung mit dem Mittelbündel. Unterhalb des Endblättchens tritt Dreispaltung des Mittelbündels m ein; die beiden Seitenzweige treten in das letzte Fiederpaar ein, in Bündelverbindung mit den Seitenbündeln. Dem mittleren Teil des Spindelmittelbündels zugewandt, tritt aus den Seitenzweigen je ein kleines Bündelchen aus, das nach Herstellung einer Verbindung mit dem Mittelbündel des Endblättchens unabhängig in die Randzone dieses Blättchens eintritt. Während also die paarigen Blättchen stets nur in ihrer basalen Hälfte ein selbständiges Bündelchen empfangen, finden sich solche Seitenbündel beim Endblättchen beiderseits. Es entspricht dies dem symmetrischen Bau des Endblättchens.

Einzeluntersuchung einer Knotenstelle. Zur genaueren Unsersuchung eines Spindelknotens betreffs der Bündelverzweigungen wurde eine Schnittserie von 880 Schnitten von je 10 μ Dicke angefertigt. Die Serie umfaßte also eine Strecke von 8,8 mm. Das Schema Fig. 4 gibt eine genaue Wiedergabe der getroffenen Verhältnisse. Wir sehen das rinnenförmige Mittelbündel m in den Knoten eintreten, ferner beiderseits je ein Seitenbündel: die im Schema ausgezogenen a und a', denn die Figur bezieht sich auf eine weiter oben in der Spindel gelegene Knotenstelle (die gestrichelten Bündel lassen die Unterschiede gegen einen tiefer gelegenen Knoten erkennen).

Auf der Höhe von 1650 μ gibt das Mittelbündel m das Hauptbündel n der Spur des rechten Blättchens ab, mit dem bei 3780 μ, bei d das rechte Seitenbündel a' in Verbindung tritt und bis 3800 μ mit ihm vereintläufig bleibt. Bei 3920 μ gibt das Blättchenspurbündel n nach dem nächsten Internodium das Seitenbündel e ab. Inzwischen hat das Mittelbündel m auch links bei 2310 μ einen Ast o abgegeben, der das Mittelbündel des linken Fieders darstellt. Die Verbindung desselben mit dem linken Randbündel a besteht von 5300—5350 μ. Die Abzweigung des linksseitigen Randbündels e' in das nächsthöhere Internodium findet bei 5440 μ statt. Von da ab enthält das Internodium also wieder ein Mittelbündel von geringerem Umfang als unterhalb der Knotenstelle, und je ein kleines Seitenbündel e und e'.

Zusammenfassung der Einzeluntersuchung eines Spindelknotens. Fassen wir die Ergebnisse der Einzeluntersuchung kurz zusammen: Von dem Spindelmittelbündel wird in jedes Blättchen ein Flankenteil o bezw. n als Blättchenspurbündel abgegeben. Dieses Bündel ist kurze Zeit vereintläufig mit dem gleichseitigen Randbündel des betreffenden Spindelinternodiums, links mit a, rechts mit a'. Später erfolgt erneute Trennung von n und a'. Letzteres tritt als selbständiges Bündel in die basale Blättchenhälfte ein. An den apikalen Flanken geben die Bündel o bezw. n die Seitenbündel e' bezw. e in das nächsthöhere Spindelinternodium ab.

Bündelverlauf in der Blättchenspreite. Die Blättchenbasis ist gekennzeichnet durch die völlige Aufspaltung des Mittelbündels n (vergl. Fig 4), zuerst lösen sich basal die Leitungsbahnen des Seitenbündels d los, bald darauf, auch an der basalen Seite beginnend, tritt Dreispaltung des Bündelrestes ein; n zerfällt in n_1, n_2 und n_3 und diese drei Bündel bilden die Bündel der drei Hauptnerven des Blättchens. Bogigen Laufes ziehen sie in die Spitze des Blättchens durch. In ihren letzten Auszweigungen endigen sie dort gemeinsam unter den Wasserspaltenapparaten der Blättchenspitze. Die Nervatur ist also handförmig. Erwähnenswert ist, daß freie Endigungen der Bündel innerhalb des Spreitennetzes völlig fehlen. Wasserspaltenapparate finden sich demgemäß nur an der Spitze (vgl. Reinke 1876).

Der Bau der Bündel (vgl. die Fig. 3 der Tafel). Querschnitte durch Stiel und Spindel junger Blätter lassen das Mittelbündel m und die Seitenbündel a, b etc. wesentlich nach gleichem Schema gebaut erscheinen. Wie bereits erwähnt, ist das Mittelbündel des Stiels und der Spindel von *Polemonium coeruleum* ein typisches Beispiel eines collateralen Rinnenbündels und soll deshalb eingehender besprochen werden.

Die Ränder der Rinne sind oberwärts beiderseits gegen die Mitte zu eingebogen. Die Tracheenstränge sind als ein bis zwei Tracheen breite Platten ausgebildet, die in Mittel- und Seitenbündeln streng radial angeordnet sind. Tracheenplatte und Parenchymplatte folgen einander in stetem Wechsel. Gewöhnlich ist die Breite der Tracheenplatten gegen den Siebteil des Bündels hin zunehmend, freilich beträgt sie oft auf der ganzen Länge nur eine Trachee. Die Erscheinung doppelter Platten von zwei Tracheen Breite wird sehr häufig dadurch hervorgerufen, daß alle Tracheen einer Platte an gleicher Stelle neue Tracheenglieder beginnen, die dann im Querschnitt als langsam wachsende Tracheenquerschnitte neben den allmählich verschwindenden Querschnitten der unteren Glieder erscheinen. Die Platte scheint also nur eine Zeitlang zwei Tracheen breit zu sein. Die Tiefe der Platten, bestimmt durch die Zahl der einander berührenden Tracheen in radialer Richtung, ist an den Bündelflanken natürlich im allgemeinen geringer, beträgt jedoch selten mehr als 5 Tracheen. Die seitlichen Verbindungen zwischen den getrennten Tracheenplatten, sind bei jungen Bündeln, die wir bisher allein betrachteten, auf diffuse Verbindungen beschränkt, wie solche auch in den älteren Bündelteilen neben den inneren Verbindungen vorkommen und dort besprochen werden sollen.

Bei älteren Bündeln tritt dann also eine konstante innere Verbindung der Tracheenplatten auf. Sie kommt dadurch zustande, daß nach Ausbildung der getrennten Tracheenplatten von ca. 5 Tracheen Tiefe nun in ganzer Breite, also auch vor den bisher durchsetzenden Parenchymplatten Tracheen ausgebildet werden. Es beträgt dann an Stelle der ursprünglichen Tracheenplatten die Tiefe des Tracheenteils 10—12 Tracheen, an Stelle der ursprünglichen Parenchymplatten dagegen nur 5—6 Tracheen. Die Parenchymplatten keilen also jetzt in der halben Tiefe des Tracheenteils aus und endigen vor der konstanten inneren Verbindung. Die Seitenbündel a, b u. s. w. weisen auf dieser Höhe der Spindel die gleichen inneren Verbindungen auf, wie das Mittelbündel.

Den charakterisierten inneren Verbindungen, die also erst bei weiterer Ausgestaltung des Bündels zustande kommen, stehen die diffusen Verbindungen gegenüber, von denen schon die Rede war. Meist verbinden diese die der Blattoberseite zugewandten Spitzen der Tracheenplatten miteinander, also die ältesten Tracheen. Die durch sie hergestellte Verbindung der Platten ist nicht so eng wie bei den inneren Verbindungen.

Einzeluntersuchung der diffusen Verbindungen. Zur genaueren Charakterisierung der diffusen Verbindungen wurden zwei Tracheenplatten über eine Strecke von 2400 μ auf Serienschnitten von 10 μ Schnittdicke verfolgt (vergl. hierzu die Querschnittbilder in Fig. 3 der Tafel). Zur besseren Orientierung seien die Tracheen der einen der beiden untersuchten Platten (I) von innen nach außen mit 1, 2, 3, 4, 5, die der anderen Platte (II) mit 12, 11, 10, 9, 7 bezeichnet. Jenseits von 1 und 12 setzt die innere Verbindung ein. Nach 300 μ erscheint an der der Platte II zugewandten Seite der Trachee 5 die Trachee 6, hier an ihrer Spitze von sehr kleinem Lumen, während jenseits von Trachee 9 in Platte II Trachee 7 auftritt (Fig. a) 6 und 7 erscheinen bereits nach 20 μ stark in ihrem Lumen erweitert (Fig. b) und bei 340 μ berührt Trachee 6 bereits einerseits 7, andererseits 8, die an 9 anlehnend gebildet worden ist (Fig. c). So bleibt denn von hier ab über eine Strecke von 1800 μ Länge eine seitliche Verbindung zwischen Trachee 5 der Platte I und 7 bezw. 9 der Platte II unter Vermittlung der dazwischen liegenden Tracheen 6 und 8 (Fig. d und e). Die Auflösung der Verbindung erfolgt bei 2100 μ durch Auskeilung der Tracheen 6 und 7 (Fig. f).

Zusammenfassung der Einzeluntersuchungen diffuser Verbindungen. Aus der Einzeluntersuchung geht hervor: zwischen zwei benachbarten, aber durch eine Parenchymplatte getrennten Tracheenplatten ist über eine Strecke von fast 2 mm eine Verbindung dadurch hergestellt, daß zwei unten und oben auskeilende Tracheen zugleich Tracheen beider Platten seitlich berühren. Die Verbindung ist nach unserer auf Seite 6 gegebenen Definition als eine Strangbrücke zu bezeichnen. Oberhalb des letzten beobachteten Schnittes enthält keine Platte eine Trachee, die der anderen entstammte. Echte Strangverbindungen, wie wir sie bei den Bündeln von *Pimpinella* kennen lernen werden, scheinen bei *Polemonium* selten zu sein.

Physiologische Versuche.

Saugversuche. Die Saugversuche wurden mit Hilfe des eingangs beschriebenen Apparates derart angestellt, daß das große Rinnenbündel m in seiner ganzen Ausdehnung durchschnitten war. Der Erfolg war Rötung des ganzen Blattes. Blieb es bei einer teilweisen Durchtrennung der Tracheenplatten etwa derjenigen der rechten Flanke, so röteten sich die unteren Blättchen der rechten Seite umso weiter herauf, je tiefer der Einschnitt erfolgt war. Drang er bis zur Mitte vor, so waren die Blättchen der betreffenden Blatthälfte sämtlich rot. Durch Einstechen gelang es auch, ein beliebiges Mittelstück des Bündels zu öffnen, was eine Rötung entsprechend gelagerter Blättchen zur Folge hatte. Ein Durchtritt des Farbstoffes in tangentialer Richtung von den durchschnittenen Platten zu nicht geöffneten, fand dabei nur in sehr geringem Maße statt. Allerdings umfaßte die Rötung zuweilen ein größeres Gebiet als nach der Größe des durchschnittenen Bündelteiles zu erwarten stand, besonders bei den Einstechversuchen; aber auch bei langer Versuchsdauer (24 Stunden) nahm diese seitliche Ausbreitung keine größeren Beträge an. Die gerötenten Blatteile waren nach dieser Zeit welk oder trocken, die dem Farbstoff nicht zugänglichen grün und turgeszent. Die Ergebnisse der Saugversuche stehen in guter Uebereinstimmung mit den Befunden unserer anatomischen Untersuchungen.

Druckversuche. Die Versuche der zweiten Reihe wurden ebenfalls bei mehr oder weniger weitgehender Durchtrennung des Rinnenbündels angestellt, dabei zeigte sich, daß in jedem Falle eine Rötung sämtlicher Tracheenplatten und des ganzen Blattes erfolgte. Am schnellsten tritt allerdings bei diesen Versuchen die Färbung in denjenigen Spreitenteilen auf, die mit den geöffneten Tracheenplatten direkt in Verbindung stehen. Auf Grund unserer anatomischen Untersuchungen lassen sich die Ergebnisse der Druckversuche sehr wohl verstehen.

2. Typus: Sambucus nigra.

Kurze Charakteristik des Typus: Blattspur fünfbündelig. Die Einzelbündel voneinander fast völlig isoliert. Blättchenspur vierbündelig. Abgabe der Blättchenspur an den Flanken der Spindel-Bündelrinne.

Zur eingehenden Untersuchung wurde *Sambucus nigra* gewählt. Bei der vergleichenden Untersuchung von *Sambucus ebulus* zeigte sich, daß eine Uebereinstimmung mit *Sambucus nigra* in den wesentlichsten Punkten vorhanden ist. Die Verhältnisse sind allerdings bei *Sambucus ebulus* etwas komplizierter und genauere Angaben auf Grund der Aufhellungsmethode, die allein bei dieser Spezies zur Anwendung kam, nicht zu machen. *Sambucus nigra* ist hinsichtlich des Bündelverlaufes von Petit (1889 S. 37) untersucht worden. Die Angaben Petits weichen von meinen Befunden in hohem Grade ab, und es ist der Unterschied meiner Untersuchungsergebnisse wohl durch die Anwendung der inzwischen vervollkommneten Untersuchungsmethode zu erklären. Die physiologischen Versuche (s. unten) müßten eine Bündelverzweigung, wie sie nach Petit bestehen soll, durch eigenartige Gebietsverteilung innerhalb der Blättchen, sofort anzeigen. Es ergab sich jedoch stets eine Färbung, die in Uebereinstimmung mit dem von mir anatomisch bestimmten Bündelverlauf steht, trotzdem ich Blätter verschiedener Sträucher zu den Versuchen benutzte.

Anatomische Untersuchungen.

Aeußere Morphologie des Blattes. Die Blätter von *Sambucus nigra* sind bekanntermaßen einfach gefiedert und ihrer Gestalt nach von der Höhe der Insertion an der Achse unabhängig (vgl. *Pimpinella*). Die Fiederung ist unpaarig, und die Zahl der Blättchenpaare schwankt zwischen 2 und 4. Selten ist sie größer. Die Blättchen sind selten symmetrisch. Meist ist die basale Hälfte gefördert und, wenn eine ähnliche einseitige Förderung des Endblättchens auftritt, dann schwindet auch die Symmetrie des Fiederblattes als Ganzen. Nicht selten kommt es bei besonders starker basaler Förderung der Blättchen zu einer Abgliederung in der Basalhälfte, d. h. zu einer wiederholten Fiederung. Häufiger tritt diese Erscheinung aber nur am untersten Fiederpaar auf (vgl. Boshart 1911 S. 91). An der Achse sind die Blätter kreuzgegenständig.

Anschluß des Blattes an die Achse. De Bary (1877 S. 255) gründet auf den Anschluß der Blattspur an die Achsenbündel bei *Sambucus nigra* seinen Typus 21 „Blätter opponiert, Spuren fünfsträngig, die zweitseitlichen Stränge des nämlichen Paares von Anfang an vereintläufig.“ Die Achse enthält bei *Sambucus nigra* ein Bündelrohr, in dem die 8 primären Leitbündel durch ihre bedeutendere Größe und ihr tieferes Eindringen in das Mark sich herausheben (Bündel 1—8). An den Knotenstellen der Bündel geht jedes der Bündel eine Teilung ein, ein Ast bleibt in der Achse und tritt in das nächste Internodium ein, einer oder mehrere andere beteiligen sich an der Blattspur. Am tiefsten beginnt die Ausbiegung der beiden Blattstiel-Mittelbündel 3 und 7′, dann folgen die rechts und links benachbarten Bündel 2 und 4, bezw. 6′ und 8′, und endlich schreiten die um 90 Grad von den Blattspur-Mittelbündeln entfernten Bündeln 1 und 5 der Achse, also diejenigen, die in die Mediane des nächstunteren und nächstoberen Blattpaares fallen, zur Spaltung. Diese Bündel 1 und 5 erleiden im Gegensatz zu den bisher besprochenen eine Dreiteilung. Das mittlere der dabei entstehenden Bündel verbleibt der Achse und stellt das Mittelbündel des nächst höheren Blattpaares dar, die beiden seitlichen 1 und 1′ bezw. 5 und 5′ werden als Eckbündel der Blattspur ausgebogen. Von Achsenbündel 1 leiten sich ab Blattspurbündel 1 des rechten und 1′ des linken Blattes, von Achsenbündel 5 die Blattspurbündel 5 des rechten und 5′ des linken Blattes. Die somit 5 bündelige Blattspur wird durch erneute Spaltung der Eckbündel 1 und 5, bezw 1′ und 5′, dann siebenbündelig und es entstammen:

Blattstielbündel	1, 1a; 1′, 1a′	dem Achsenbündel	1
„	2	„ „	2
„	3 (Mitelbündel)	„ „	3
„	4	„ „	4
„	5, 5a; 5′, 5a′	„ „	5
„	6′	„ „	6
„	7′ (Mittelbündel)	„ „	7
„	8′	„ „	8

Die mit n′ bezeichneten Bündel gehören dem linken, die anderen dem rechten Blatte an.

Bündelverlauf in Blattgrund und Blattstiel: Nach Petit (1889, S. 37) besitzt der Blattstiel dicht unterhalb des ersten Knotens sieben Bündel, die als Einzelbündel den Stiel durchziehen. Es ist das insofern bemerkenswert, als die Gattung *Sambucus* dadurch eine der immerhin nicht zahlreichen Ausnahmen darstellt, in denen nicht windende Holzgewächse getrennte Einzelbündel, also ein lockeres Bündelrohr, bezw. in unserem Falle eine lockere Bündelrinne im Blattstiel zeigen. Zwischen den Einzelbündeln der Rinne fehlt es innerhalb des Blattstiels nicht völlig an feinsten Bündelverbindungen, doch ist keinerlei Regelmäßigkeit hinsichtlich ihres Auftretens festzustellen, und niemals sind sie von bedeutenderer Größe. Die Erhöhung der Bündelzahl auf 7, die wir eingangs feststellten und die an der Grenze von Blattgrund und Achse stattfindet, fehlt dagegen niemals.

Bündelverlauf innerhalb der Spindel: Von den Spindelinternodien gilt das gleiche wie vom Blattstiel: Eine ungerade Anzahl von Einzelbündeln durchzieht sie parallelen Laufes, ohne regelmäßige stärkere Bündelverbindungen, wenn auch nicht völlig frei von gelegentlichen feinsten Verbindungen, die kaum mehr als 5 Tracheen umfassen. Stets sind solche Verbindungen an dem inneren der beiden verbundenen Leitbündel tiefer inseriert, als an mehr peripher gelegenen. Mit gewisser Regelmäßigkeit besteht eine solche Verbindung kurz oberhalb der Knotenstellen zwischen dem Mittelbündel 3 und den Nachbarbündeln 2 und 4. Die innerhalb der Knoten auf 5 reduzierte Bündelzahl wird im Internodium dicht oberhalb der Knotenstelle wieder auf 7 erhöht. Nur oberhalb des letzten Knotens, wo die in der Spindel verbleibenden Bündel die Stielchenbündel des Endblättchens sind, unterbleibt oft eine Erhöhung der Bündelzahl (vgl. aber das Schema Fig. 5).

Einzeluntersuchung eines Spindelknotens. Zur genaueren Klärung der Bündelverzweigungen und Verbindungen innerhalb der Spindelknoten wurde eine Knotenstelle unb zwar ein oberer Knoten, dem nur das Endblättchen folgte, in eine Serie von 200 Schnitten, von je 10 μ Dicke aufgelöst und die Verhältnisse von Schnitt zu Schnitt verfolgt. Es genügte die genaue Untersuchung des einen Knotens, da die Verhältnisse im nächstunteren durchaus analog sind. Von den in diesen aus dem Blattstiel eintretenden 7 Bündeln 1a, 1, 2, 3, 4, 5, 5a, sind beiderseits die äußersten beiden 1a und 1 bezw. 5a und 5, völlig in das unterste Fiederpaar übergegangen. Auch die Bündel 2 bezw. 6, waren mit je 2 Bündelästen an der Versorgung dieser Blättchen beteiligt. Ein Rest dieser Bündel 2 und 6 aber trat in das folgende Internodium ein und erlitt innerhalb desselben eine Zweispaltung in die Bündel 1 und 2 bezw. 4 und 5. Die äußersten dieser Bündel spalteten sich weiter oben aufs neue in die Bündel 1b und 1, bezw. 5 und 5b. Die Zahl der Spindelbündel ist dadurch wieder auf 7 erhöht.

Hinsichtlich des oberen Knotens läßt Fig. 5 alle Einzelheiten des Bündelverlaufes verfolgen. Die Verzweigungen der Bündel beginnen bei $\alpha = 360\ \mu$, wo das Mittelbündel 3 eine Verbindung d nach Bündel 2 absendet, die jenes Bündel bei $\beta = 1160\ \mu$ erreicht, also 40 μ oberhalb der Spaltungsstelle desselben bei γ. Die zu d analoge Verbindung e vom Mittelbündel 3 nach Bündel 4 wird erst bei $\delta = 980\ \mu$ abgegliedert und erreicht bei $\varepsilon = 1380\ \mu$ das Nachbarbündel. Eine weitere nicht regelmäßig auftretende Verbindung erstreckte sich im Einzelfalle, den das Schema wiedergibt, von $\zeta = 700\ \mu$ bis $\vartheta = 980\ \mu$ und verband Bündel 2 und Bündel 1. Es ist das eine Verbindung von der Art, der für Blattstiel und Internodien beschriebenen unregelmäßig auftretenden Verbindungen geringen Umfanges. Verfolgen wir jetzt die Bündelausbiegungen und Bündelspaltungen: Bei $\varkappa = 1140\ \mu$ beginnt die stärkere Ausbiegung der Seitenbündel 1b und 1 bezw. 5 und 5b. Auf gleicher Höhe bei $\gamma = 1120\ \mu$ und $\lambda = 1140\ \mu$ findet dann die charakteristische Dreispaltung der Bündel 2 und 4 statt. Der dem Mittelbündel 3 jeweils zugewandte Ast 2a bezw. 4a, derselbe, der die erwähnte Bündelverbindung d bezw. e mit dem Mittelbündel kurz darauf eingeht, zieht in die Spindel weiter durch und tritt im Endblättchen des Schemas wieder als dem Mittelbündel benachbart auf.

Sonderbarer Weise ist es der mittlere Teil 2b bezw. 4b des sich spaltenden Bündels, der geraden Laufes in das Stielchen eintritt, in dem er das größere Bündel der Blättchenspur darstellt. Der mehr peripher gelegene Teil des Bündels 2c, bezw. 4c, dagegen verläuft eine Weile nach Ausbiegung des mittleren Teils vor diesem her, dem anderen innersten Drittel 2a bezw. 4a parallel, bis er bei $\xi = 1400\ \mu$ einen Ast in das Stielchen entsendet, während der andere in der Spindel verbleibt. Auf der rechten Seite vollzieht sich die analoge Abgliederung in zwei Teilen bei $\nu = 1440\ \mu$ und $\varkappa = 1480\ \mu$, doch verschmelzen beide Aeste schon bei $\psi = 1580\ \mu$. Den Knoten verlassen also in die Spindel eintretend 5 Bündel, in jedes Stielchen eintretend 4 Bündel. Durch Spaltung der peripher gelegenen Bündel der Rinne wird diese Zahl im rechten Stielchen rechts bei $\pi = 1600\ \mu$, links bei $\varsigma = 1810\ \mu$, im linken Stielchen rechts bei $\sigma = 1800\ \mu$, links bei $\tau = 1860\ \mu$ auf die Zahl 6 erhöht. Da, wie erwähnt, das von Bündel 2 abstammende Bündel 2b als stärkstes Bündel den Charakter des Mittelbündels annimmt und der Blättchenspitze gerade zueilt, so ergibt sich daraus die Asymmetrie der Bündelverteilung und die Förderung der Basalhälfte, die 3 Seitenbündel enthält, gegen nur 2 der oberen Hälfte. In dem Schema, das natürlich nur einen bestimmten Einzelfall darstellt, in dem also auf den Knoten nur noch das Endblättchen folgt, zweigt innerhalb der Spindel über der Knotenstelle das randständige Bündel 2c bei $\omega = 1920\ \mu$ einen peripheren Ast ab (2c''). Eine analoge Auszweigung von Bündel 4c, wie sie in das Schema punktiert eingefügt ist, findet bei den unteren Knoten stets statt; dadurch wird die Bündelzahl des Internodiums auf 7 erhöht. Nach dem letzten Knoten unterbleibt die Erhöhung der Bündelzahl oft beiderseits.

Wenn der durch das Schema dargestellte Fall eintritt, ist das Endblättchen in Uebereinstimmuug mit der asymmetrischen Bündelanordnung auch der Form nach asymmetrisch ausgebildet. Die linke Hälfte zeigt sich dann gefördert.

Bündelverlauf in Stielchen und Blättchenmittelnerv: Vom Stielchen gilt das für Blattstiel und Internodien Gesagte: Die Blättchen-Basis, die z. B. bei *Pimpinella* ein Ort wichtiger Bündelverbindungen ist, ist hier bei *Sambucus* frei von jeglicher Bündelverzweigung oder Verbindung. Wir werden diese Verhältnisse weiter unten als charakteristisch für Blätter mit typischer Fiedernervatur kennen lernen. Fiedernervatur liegt auch bei *Sambucus* vor. Die Stielchenbündel sind also noch eine ganze Strecke innerhalb des Mittelnerven in einer Bündelrinne vereinigt. Auch der Mittelnerv kommt somit für event. Bündelverbindungen noch in Betracht, und ich habe ihn daher auch daraufhin untersucht. Die Methode war die gleiche wie bei der Untersuchung der Knotenstellen. Eine Strecke von 4860 μ wurde in 486 Schnitte zerlegt und die Verbindungen und Verzweigungen der Bündel genau verfolgt. Es kam ein endständiges Blättchen zur Untersuchung. Dabei ergab sich zunächst, was die Abzweigung betrifft, daß die Abgabe nur an den Flanken der Rinne stattfindet, so daß notwendig alle Tracheen der Flankenbündel in Seitennerven erster Ordnung abgezweigt sein müssen, ehe diejenigen der weiter innen belegenen zur Abspaltung gelangen können. Es finden sich aber auch Bündelverbindungen zwischen den Mittelnervbündeln. Von ihnen sei noch kurz die Rede. Es treten im untersuchten Einzelfall 5 Bündel in das Blättchen ein; von diesen kommen zuerst die äußeren 2c bezw. 4c zur Abspaltung bei 1480 μ bezw. 1770 μ, nachdem sie vor der Ausbiegung je einen Ast e und f gegen die Nachbarbündel 2a und 4a abgesandt haben, der jene bei 2500 μ bezw. 2720 μ erreicht. Eine Verbindung von 2c und 2a von 1470 μ nach 1480 μ war nur einseitig vorhanden. Auf der Höhe der nächsten Abzweigungen zweier Aeste der nunmehrigen Flankenbündel 2a und 4a, die bei 3400 μ und 2960 μ stattfinden, empfangen diese Bündel je einen Zweig vom Mittelbündel, der jenes bei 2800 μ bezw. 2740 μ verlassen hat. Diese Verbindungen entsprechen der zufällig nur einseitig ausgebildeten Verbindung d, von der oben die Rede war. An den Stellen, wo Bündel 2a und Bündel 4a völlig in Seitennerven abgegeben werden, geben sie wiederum je einen Zweig an das Mittelbündel ab, analog den Zweigen f und g, die sie selbst bei völligem Austritt der damaligen Flankenbündel 2c und 4c empfingen. Von nun ab ist das Mittelbündel das einzige Leitbündel des Mittelnerven. Weitere Nerven erster Ordnung enthalten also von jetzt ab stets Flankenstücke des Mittelbündels.

Zusammenfassung der Einzeluntersuchungen eines Spindelknotens und eines Blättchenmittelnerven. In die Stielchen ausgetreten sind auf jeder Seite die beiden äußersten Bündel der Spindel-Bündelrinne 1b und 1 bezw. 5b und 5. Je zwei Aeste in die Blättchen haben abgegeben die dem Mittelbündel 3 benachbarten Bündel 2 und 4, ersteres in das linke Blättchen, letzteres in das rechte. Von den so gebildeten 4 zur Rinne angeordneten Stielchenbündeln erleidet beiderseits das äußerste 1b und 2c im linken, 5a bezw. 4c im rechten Stielchen Zweispaltung, so daß die Zahl der Stielchenbündel auf 6 erhöht ist. In das nächste Spindel-Internodium treten das an allen Verzweigungen unbeteiligt gebliebene Mittelbündel 3 und beiderseits desselben zwei Aeste der Bündel 2 und 4. Auch in der durch diese 5 Bündel gebildeten Bündelrinne des Internodiums wird die Zahl der Bündel durch Spaltung der äußersten Flankenbündel 2c bezw. 4c auf 7 erhöht. Bündelverbindungen sind nur sehr unvollkommen ausgebildet: ziemlich regelmäßig vorkommend die Verbindungen d und e, unregelmäßig ζ bis ϑ. Dem Umfange nach sind alle sehr schwach.

Hinsichtlich der Bündelverbindungen und Verzweignngen im Blättchenmittelnerven ist das Wesentliche Folgendes: Die Abspaltung geht von den Flanken der Bündelrinne nach innen vor sich. Auf der Höhe jeder Abzweigung gröerßen Umfanges findet sich eine Verbindung vom nächstinneren Bündel aufsteigend zum äußeren. Bei Abgabe eines letzten Bündelrestes tritt ein Teil desselben an das nächstinnere Bündel, das von jetzt ab Flankenbündel der Rinne ist.

Physiologische Versuche.

Saugversuche. Die Versuche wurden mit abgeschnittenen Blättern angestellt; die Zahl der Blättchen, der zur Verwendung gelangenden Blätter betrug 5. Die Einschnitte erfolgten oberhalb der Verzweigung der Flankenbündel 1 und 5 in ihre Komponenten 1 und 1a bezw. 5 und 5a. Oeffnung des Mittelbündels 3 hatte eine Rötung nur im Endblättchen zur Folge. Das Endblättchen rötete sich völlig bis auf zwei kleine Randzonen rechts und links des Mittelnerven in der Blättchenbasis. Oeffnung des Bündels 5 durch Einschnitt in beide Bündel 5 und 5b hatte eine Rötung im rechten unteren Blättchen zur Folge. Der gerötete Blattbezirk ist zusammenhängend und liegt in der unteren geförderten Blatthälfte, geht jedoch nicht bis an die Blattspitze vor und umfaßt dem Areal nach $^3/_4$ der unteren Blatthälfte, was wegen der Förderung derselben ungefähr die Hälfte des Blättchens ausmacht (vgl. dazu die Bündelverteilung im rechten Stielchen, Schema Fig 5). Das für Bündel 5 Gesagte gilt analog links für Bündel 1. Die obere Hälfte des unteren Blättchens, das ganze Spreiten-

gebiet des oberen Blättchens und eine kleine Randzone des Endblättchens röten sich bei Oeffnung des Bündels 4. Die analogen Spreitenteile der linken Seite gehören zu Bündel 2. Das Gesamtbild der Spreitenversorgung ist also sehr einfach. Es findet keinerlei Gebietsdurchkreuzung statt, wenn auch die Versorgungsgebiete der mittleren Bündel 2 bezw. 4 auf je 3 Blättchen entfallen. — Die Ergebnisse der Saugversuche bestätigen uns also in jeder Weise die Befunde unserer anatomischen Untersuchungen.

Druckversuche. Hinsichtlich der Ergebnisse der Versuchsreihe 2 hebt sich *Sambucus* etwas aus der Reihe der anderen Typen heraus. Bei Einpressung durch Bündel 4 tritt schnelle Rötung aller Spreitenteile ein. Bei Einpressung durch ein anderes Bündel aber vollzieht sich der Eintritt der Farbe in die Blättchen, an deren Versorgung das Bündel nicht beteiligt ist, bemerkenswert langsam. Einpressen durch das Mittelbündel hat fast augenblickliche Rötung des Endblättchens in seiner Gesamtheit zur Folge. Die Rötung der anderen Blättchen tritt oft erst nach stundenlanger Versuchsdauer ein, zuweilen auch dann nur in äußerst geringem Maße. Es kommt zum Welken des ganzen Blattes, ehe merkliche Färbung eingetreten ist. Wenn die Farbe in ein Flankenbündel, etwa 1, eingepreßt wird, so kann man verfolgen, wie die Blättchen sich in folgender Reihenfolge färben: Erst das untere, dann das obere Blättchen der gleichen Seite, dann das Endblättchen, dann das obere und zuletzt das untere Blättchen der anderen Seite. Es kommt aber bei dieser Versuchsanordnung auch häufig zu keiner merklichen Rötung in anderen Blättchen. Bei Verwendung junger Blätter ist selbst bei ziemlich niedrigem Ueberdruck die Gefahr der Gewebeinfiltration groß. Aus den Druckversuchen geht hervor, daß den Bündelverbindungen d, e und ζ bis ϑ, deren Vorhandensein durch die anatomische Untersuchung festgestellt wurde, eine nur sehr untergeordnete Bedeutung zukommt. Selbst unter den Bedingungen, wie die Druckversuche sie herstellen, kann ein merklicher Durchtritt der Farbflüssigkeit aus der einen der durch sie verbundenen Bahnen in die andere nicht stattfinden.

3. Typus Actinomeris helianthoides.

Kurze Charakteristik des Typus: Blattspur 9—15bündelig, Bündelzahl nicht streng gesetzmäßig. Bündelverbindungen zahlreich, unregelmäßig und überall. Blättchenspur 3—4bündelig. Abzweigung der Blättchenspurbündel von den Flanken der Spindel-Bündelrinne.

Zur vergleichenden Untersuchung gelangten *Tanacetum vulgare, Centaurea splendens, Artemisia vulgaris, Carduus acanthoides, Actinomeris helianthoides, Glaucium flavum.* Gemeinsam ist allen, daß eine nicht völlig bestimmte Zahl von Einzelbündeln zu einer Bündelrinne angeordnet in den Blattstiel eintritt, und daß innerhalb des Blattstiels, sowohl als der Spindel zahlreiche, auch an Umfang beträchtliche Verbindungen zwischen diesen Bündeln vorkommen. Die Bündelverbindungen können dabei verschiedener Art sein. Bei *Actinomeris,* die bei den genaueren Untersuchungen und den physiologischen Versuchen zur Verwendung kam, finden sich viele große, relativ geradlinig verlaufende Bündelverbindungen. Der Blattstiel ist in diesem Fall nicht besonders flach und der Abstand der Bündel nicht allzu groß.

In vielen Fällen aber sind Stiel und Spindel, diese zumal in ihren unteren Teilen sehr flach und breit, und die Bündel der Rinne sind alsdann weit voneinander entfernt. Es kommt in solchen Fällen häufig zu stärkerer Ausbildung assimilierenden Parenchyms, und ein Netz von Bündelverbindungen, wie es sich als Bündelnetz zwischen den großen Spreitenbündeln findet, breitet sich dann zwischen den Bündeln der Rinne innerhalb des Stiels und der Spindel aus. Die Größe dieser Verbindungen ist zumeist gering und solche, wie wir sie bei *Actinomeris*, der das feine Bündelnetz abgeht, allein ausgebildet finden, sind auch in diesen Fällen vorhanden. Sie lassen sich alsdann durch ihren größeren Umfang und ihren meist geradlinigen Verlauf von den feineren Verbindungen unterscheiden. Ein solches an die Blattspreiten erinnerndes Bündelnetz findet sich z. B. bei *Artemisia vulgaris.*

Anatomische Untersuchungen.

Aeußere Morphologie des Blattes: Die Blätter, besonders, die tiefer an der Achse inserierten, sind lang gestielt, unpaarig gefiedert und weisen im Durchschnitt 3 Blättenpaare auf.

Namentlich die Blättchen des unteren Paares sind tief gespalten. Sie allein sind kurz gestielt, die der oberen Paare sitzend. Dabei sind die Blättchen eines Paares meist so weit gegeneinander verschoben, daß die Spindel oberhalb des 2. Blättchenpaares an keiner Stelle völlig ohne Spreitenansatz ist, und daß also ein Blättchen der rechten Seite in seinem unteren Teil bereits der Spindel angesetzt ist, während das nächst-untere Blättchen der linken Seite noch in Zusammenhang mit der Spindel steht.

Anschluß des Blattes an die Achse: Die Achse enthält ein Leitbündelrohr aus zahlreichen, größeren und kleineren Einzelbündeln, zwischen denen Verbindungen, ähnlich wie wir sie zwischen den Blattstiel- und Spindelbündeln finden werden, vorkommen. Der Anschluß der Blattstielbündel an das Achsenbündelrohr erfolgt dergestalt, daß ein Teil der Achsenbündel völlig in den Blattstiel übertritt, andere nur einen Zweig in den Blattstiel abgeben, während ein anderer Zweig in das nächste Achseninternodium eintritt. Die Breite des Blattgrundes bestimmt, ein wie großer Teil der Achsenbündel sich an den Auszweigungen beteiligt. Die Zahl der Blattspurbündel ist groß und von der Größe des Blattes abhängig. Sie beträgt bei den untersuchten Fällen bis zu 15, sie ist aber keineswegs konstant, wie es in den meisten Fällen bei anderen Typen ist, sondern geht bis auf 9 herab. Die Größe der Bündel ist durchaus nicht die gleiche oder vom Mittelbündel aus beiderseits symmetrisch verändert. Meist findet sich eine in der Regel ungerade Anzahl stärkerer Bündel (bis zu 7), zwischen denen dann die schwächeren liegen.

Bündelverlauf innerhalb des Blattstiels: Der besonders bei den tiefer an der Achse inserierten Blättern lange Stiel ist gegen das untere Fiederpaar hin nur wenig verschmälert. Die Bündelrinne folgt dieser Verschmälerung, indem ihre Einzelbündel einander etwas stärker genähert sind. Es kommt dagegen selten zu einer Vereinigung mehrer Blattstielbündel, also zu einer Verminderung der Bündelzahl, wie sie bei anderen Arten, zumal bei Ausbildung einer Blattscheide häufig ist. Auf der ganzen Länge des Blattstiels sind die Bündel der Rinne durch Bündelverbindungen im Zusammenhang. Aber die Verbindungen stellen nur einen unmittelbaren Zusammenhang zwischen je zwei benachbarten Bündeln her, also nie über ein drittes Bündel hinweg. (Vgl. die Bündelverbindungen im Schema Fig. 6).

Bündelverlauf in der Spindel: Die Zeichnung des Schemas Fig. 6 gibt den Bündelverlauf für einen untersten Knoten wieder. Sie ist auf Grund der Aufhellungsmethode gezeichnet und völlig ausreichend, das wesentliche des Bündelsystems zu zeigen, die höheren Knoten verhalten sich völlig analog, die Internodien genau wie das untere Stück des Internodiums, das in dem Schema noch zu sehen ist. Hinsichtlich der Versorgung der Blättchen ist zu ersehen, daß jeweils die Flankenbündel 1 und 2, bezw. 10 und 11 der Spindel völlig in das Blättchen austreten, daß die weiter innen gelegenen Bündel der Rinne zum Teil ausbiegen, während ein anderer Teil innerhalb der Spindel verbleibt. Bündel 9 beispielsweise gibt einen Ast 9 a in das Blättchen ab, ein anderer 9 b bleibt in der Spindel, wo er mit Bündel 8 b verschmilzt. Das Analoge gilt links für Bündel 3. Erwähnt sei die eigentümliche Ausbildung der Bündel u bezw. v, die beide Aeste eines Blättchenspurbündels darstellen und relativ weit innerhalb des Stielchens bezw. bei höheren Blättchen der Spreite abgegliedert werden, nun in die Spindel zurückkehren. Besonders die rechte Seite dss Schemas zeigt diese Eigentümlichkeit deutlich. Eine Durchkreuzung von Bündeln findet sich ebensowenig wie eine direkte Verbindung zweier nicht benachbarter Bündel, und die Elemente der Bündel a, b, c .... t haben die gleiche Anordnung wie innerhalb des Basalschnittes die Bündel 1—11. Mit dieser Tatsache hängt die Einfachheit des Typus zusammen.

Physiologische Versuche.

Saugversuche: Bei Anschnitt eines Teils der Blattspurbündel innerhalb der Bündelrinne des Blattstiels röten sich die entsprechend gelegenen Spreitenteile. Oeffnung der Bündel 1 und 2 hatte Färbung des untersten Lappens im linken unteren Blättchen zur Folge; Oeffnung der Bündel 9 und 10, eine Färbung des entsprechenden Blattgebietes auf der rechten Seite, dabei war aber eine schwächere Färbung auch des oberen Teils der betreffenden Blättchen in der Regel zu beobachten. Diese Rötung trat auch ein, wenn die Blattspreite bis zur Spindel durchschnitten war, so daß der untere Zipfel mit

dem oberen Blättchenteil nicht mehr in Verbindung stand. Die geringe Ausbreitung der Farbe erfolgt also innerhalb des Stiels und der Spindel, weniger in der Spreite. Die Oeffnung des Bündels 6 für Eosin hatte Rötung des Endblättchens, sowie des obersten Fiederpaares zur Folge und eine leichte Farbtönung auch der oberhalb des Blättchenmittelnerven gelegenen Spreitenteile des nächsten Fiederpaares. In einem Fall war bei durchschnittenem Mittelbündel starke Färbung im Endblättchen und dem obersten Fiederpaar, abgesehen von dessen untersten Randzonen eingetreten. Diese Zonen waren kaum gefärbt, die unteren Blättchenpaare farblos. Diese Unterschiede sind bedingt durch die Veränderlichkeit des Bündelsystems. Prinzipielle Verschiedenheiten treten nicht auf. Der Typus erscheint als durchaus einfach, und die Ergebnisse der Saugversuche stehen in völliger Uebereinstimmung mit den Befunden der anatomischen Untersuchungen.

Druckversuche: Oeffnung eines Bündels der Rinne hat Rötung des ganzen Blattes zur Folge, Einschnitte in den Stiel oder die Spreitenteile oberhalb des Gummistopfens ändern das Ergebnis der Versuche in keiner Weise, ebensowenig die Entfernung ganzer Blättchen oder Spindelteile. Trotz der Verteilung aller Tracheen der Blattspur auf eine so große Anzahl von einzelnen Zylinderbündeln ist also doch der seitliche Zusammenhang aller Tracheenstränge durch die zahlreichen Bündelverbindungen in vorzüglicher Weise erreicht.

4. Typus Menyanthes trifoliata.

Kurze Charakteristik des Typus: Blattspur 11—17bündelig. Aeußere Flankenbündel im Blattstiel vereintläufig. Bündelverbindungen überall. Im Knoten außerdem besonders ausgebildet als Vereintläufigkeit zweier Bündel, die einander nur mit den Tracheenteilen berühren. Im Knoten Aufspaltung des Bündelrohres und Abgabe an den Rinnenflanken.

Anatomische Untersuchungen.

Aeußere Morphologie des Blattes: Unter den besprochenen Typen ist *Menyanthes* der einzige Fall, in dem ein 3zähliges Blatt vorliegt. Von den 3 Blättchen ist das mittlere symmetrisch ausgebildet, die seitlichen sind auf ihrer basalen Hälfte schwach gefördert. Die Nervatur ist fiederig.

Bündelverlauf in Blattscheide und Blattstiel: Aus dem achsenbündelrohr treten die Blattspurbündel in ungerader, nicht genau fixierter Zahl (11—17) in die Achsenumfassende Blattscheide ein. In ihr verlaufen sie der allmählichen Verschmälerung derselben folgend, schwach konvergierend gegen den Blattstiel. Ihre Orientierung ist auf dieser Strecke durchaus normal, und Gegenüberstellung, wie auf der Höhe des Knotens konnte ich nicht feststellen. Durch zahlreiche Bündelverbindungen geringerer oder größerer Ausdehnung stehen auf der ganzen Länge der Scheide die einzelnen Bündel der Rinne in seitlichem Zusammenhang. Es kommt auch zuweilen zu einer Reduktion der Bündelzahl; mit fortgesetzter Verschmälerung der Scheide sinkt die Zahl bis auf 15—9. (Nach Petit 1889, S. 29 auf 8—11).

Innerhalb des Stiels kommt es durch Umbiegen der Rinnenflanken zu einer inversen Orientierung der anfänglichen Flankenbündel, die Rinne wird zum Bündelrohr geschlossen, und durch Vereinigung der äußersten beiden (zuweilen auch drei) Flankenbündel kommt es zur Bildung des inversen oberen Mittelbündels 1. Die in ihm vereinigten Bündel entstammen also den Bündeln, die im Achsen-Bündelrohr in der Mediane des Blattes, aber auf der dem Blatt abgewandten Seite gelegen sind. Auch der Blattstiel enthält Bündelverbindungen, wenn auch weniger zahlreich als die Scheide; es kommt hier zuweilen, aber selten zu Gegenüberstellung zweier Bündel, wobei ich eine Verbindung der Tracheenteile beider Bündel nicht feststellen konnte. Bündelvereinigungen fand ich innerhalb des Blattstiels nicht, wohl aber Bündelteilung. Das Schema Fig. 7 läßt das erkennen hinsichtlich des Bündels 7, das kurz unterhalb des Basalschnittes der Figur dem Mittelbündel entnommen ist. In ähnlicher Weise wie ihm kurz vor der Spreitenausbildung des Endblättchens ein Bündel bei α entspringt. Die Ver-

bindungen der Blattstielbündel stellen auch einen Zusammenhang von Bündel 2 und 13 unter Vermittlung des Bündels 1 her, was innerhalb der Scheide nicht möglich war und auch oberhalb der erneuten Spaltung des Bündel 1 bei β nicht mehr stattfinden kann.

Einzeluntersuchung des Bündelverlaufs im Spindelknoten (vgl. Fig. 7). Die Ergebnisse der Einzeluntersuchungen seien zunächst zahlenmäßig wiedergegeben. Unterhalb des Spindelknotens, der durch 300 Schnitte von je 10 μ Dicke in eine Schnittserie zerlegt wurde, finden sich 13 Bündel, von denen sich das inverse obere Mittelbündel 1, sowie das entgegengesetzte untere Mittelbündel 8 durch ihre bedeutendere Größe vor den anderen, nahezu gleichgroßen auszeichnen. Bei $\beta = 640$ μ erleidet das obere Mittelbündel 1 eine Spaltung in die Bündel 1 A links und 1 B rechts. Beide Aeste gehen fernerhin noch eine Dreispaltung ein, rechts bei $\gamma = 1060$ μ, links bei $\delta = 1090$ μ. Rechts vereinigen sich die beiden flankenwärts gelegenen Drittel bei 1520 μ aufs Neue, das mittlere erleidet eine Drehung und steht bei $\varepsilon = 1970$ μ den vereinten Flankenteilen invers gegenüber. Diese Stellung bleibt nur kurze Zeit erhalten, dann wird die Drehung des inversen Bündels rückgängig gemacht, es kommt aber nicht zur seitlichen Verschmelzung beider Bündel, sondern getrennten Laufes treten sie in den Mittelnerven des rechten Blättchens als Bündel 1 b und 1 b' ein. Die linke Hälfte des Bündels 1 verhält sich ähnlich: Auch hier gelangen die Flankenteile des dreifach gespaltenen Bündels allerdings erst bei 1960 μ erneut zur Vereinigung, und ohne daß eine Gegenüberstellung mit dem andern Ast erfolgt, treten diese vereinigten Bündel als randständiges Bündel 1 a in das linke Blättchen ein. Der mittlere bei der Dreispaltung entstandene Ast 1 a' gelangt nicht isoliert in den Mittelnerven, wie analog 1 b' auf der rechten Seite, sondern vereinigt sich bei $\zeta = 1550$ μ mit Bündel 13. Beide vereinigt liefern das 1 a benachbarte Bündel des Blättchenmittelnerven 13 a.

Was die anderen Bündel der Seitenblättchen-Mittelnerven betrifft, so gelangen rechts Bündel 2 und 3 bei $\vartheta = 920$ μ zur Vereinigung und treten als Mittelbündel 2 + 3 in den Mittelnervenein. Die Verhältnisse, die zur Bildung des oberen Flankenbündels des Mittelnerven führen, sind komplizierter Art, da sich an ihm auch, wie erwähnt, ein Ast des Bündels 6 beteiligt. Das Schema läßt erkennen, daß Bündel 6 bei $\varkappa = 960$ μ einen Ast 6 a abgliedert, der bei 670 μ eine Verbindung mit Bündel 5 eingeht und bei $\lambda = 720$ μ eine Dreiteilung erleidet, von der für das rechte Blättchen nur das rechte Drittel von Interesse ist. Es gelangt dies bei $\upsilon = 1610$ μ zur Verschmelzung mit Bündel 4, das eine Weile von 1490 bis 1510 μ in unmittelbarer Nähe von 5 verlaufen ist, nun aber eine Drehung erfährt und nach Empfang des Bündels 6 a in Gegenüberstellung zu 5 tritt, bei g. In dieser Stellung verbleibt es bis 2320 μ. Von hier ab wird die Drehung im gleichen Sinne fortgesetzt, und bei $\gamma = 2720$ μ ist die normale Stellung und zugleich die seitliche Vereinigung mit 5 erreicht. In dem so gebildeten Bündel nimmt also der von 4 abgegliederte Teil der Leitungsbahnen die dem Mittelblättchen zugewandte Flanke ein. Die vereinigten Bündel 4, 5, 6 bleiben bis 2770 μ in Zusammenhang, von da ab löst sich der basale Flankenteil 5 wieder los (bei χ). Als Mittelnervbündel des rechten Blättchens treten uns somit entgegen: 1 b, 1 b', 2 + 3, 5, 4 + 6 a. Die Bezeichnungen deuten die Abstammung der betreffenden Bündel an.

Zum Vergleich damit die linke Seite: Hier ist Bündel 11 bei $\psi = 260$ μ invers zu 10 gestellt, gibt bei 670 μ einen Ast 11 a an 10 ab, der bei 720 μ zur Vereintläufigkeit mit 10 gelangt (h); die Vereintläufigkeit bleibt bis 870 μ erhalten. Bis 1610 μ ziehen dann die Bündel 12, 11 a, 10, 11 b parallel durch. Bei $\pi = 1610$ μ kommt die Vereinigung von 11 b mit dem Ast 9 a' von Bündel 9 zustande und von 1890 μ ab ist die Gesamtheit der Bündel 12, 11 a, 10, 11 b + 9 a, vereintläufig (bei i) bis bei 2020 μ das Leitbündel 11 b + 9 a, sich loslöst und als innerstes Flankenbündel in den Mittelnerv des linken Blättchens eintritt. Die Bündel 12, 11 a und 10 bleiben vereint und liefern das Mittelbündel des Nerven. Wir finden also im Mittelnerven des linken Blättchens die Bündel 1 a, 13 a, 12 + 11 a + 10, 11 b + 9 a'.

Es bleibt noch die Bildung der Bündel des Endblättchenmittelnervens festzustellen. Wir hatten bei $\lambda = 720$ μ die Dreispaltung des Bündels 6 festgestellt und verfolgen nun die beiden inneren Aeste, die bis $\varsigma = 2360$ μ parallel nebeneinander verlaufen und von da ab vereinigt das rechte Flankenbündel 6 b bilden. Der andere Ast von 6, der seit $\varkappa = 460$ μ ohne Verzweigung durchzieht, gelangt bei 1510 μ in Gegenüberstellung mit dem inversen Bündel 7, ohne daß eine Vereinigung der Tracheenteile beider Bündel stattfände. Oberhalb dieser Stelle kommt durch Rückdrehung des Bündels 7 und Flankenvereinigung mit Bündel 6 c das zweite rechte Bündel des Endblättchenmittelnerven zustande. Das Mittelbündel des Nerven entstammt allein dem oberen Mittelbündel 8, das außer der Abgabe eines Astes bei $\alpha = 2360$ μ keinerlei Verzweigungen erlitten hat. Bündel 9 spaltet sich bei $\sigma = 670$ μ in 3 Aeste, deren innerster 9 a bei $\tau = 1090$ μ den Ast 9 a' abgab, dem wir in der Spur des linken Blättchens begegneten. Die 3 Aeste ziehen bis 2740 μ gerade durch. Hier empfängt 9 a den Ast des Mittelbündels, erleidet bei $\xi = 2530$ μ Zweispaltung, und beide Aeste gelangen nach Einnahme der inversen Stellung zur Gegenüberstellung mit 9 b und 9 c bei ca. 2580 μ. Bei $\omega = 2720$ μ ist die normale Anordnung der inversen Bündel wiederhergestellt, und es ist zur Verschmelzung beider Bündelpaare gekommen, so daß von hier ab zwei Flankenbündel in den Mittelnerven durchziehen. In Rücksicht auf ihre Entstehung können wir also die Mittelnervbündel des Endblättchens bezeichnen als 6 b, 6 c + 7, 8, 9 a, 9 b.

Zusammenfassung der Einzeluntersuchung des Bündelverlaufs im Spindelknoten. Infolge der großen Zahl der Blattspurbündel und der zwischen ihnen bestehenden vielen Verbindungen ist die Knotenstelle von kompliziertem Bau. Das Ergebnis der Bündelverzweigung als solches ist einfach: Das Mittelblättchen empfängt die Bündel 9, 8, 7, 6 das linke die links gelegenen 10, 11, 12, 13 und den linken Ast von 1, das rechte die rechtsgelegenen 5, 4, 3, 2 und den rechten Ast von 1. Außerdem gibt Bündel 9 einen Ast ins linke, Bündel 6 einen solchen ins

rechte Blättchen ab. Von besonderem Interesse sind die eigenartigen Bündelverbindungen, wie sie bei *Menyanthes* durch Drehung eines Bündels um seine Längsachse und darauf folgende Vereintläufigkeit mit einem normal orientierten Nachbarbündel zustandekommen. Die Bündel lagern sich also mit ihren Tracheenteilen aneinander, und ein Querschnitt durch eine solche Stelle der Vereintläufigkeit zeigt uns ein Zylinderbündel von bikollateralem Aufbau. Gewöhnlich, aber nicht in allen Fällen erfolgt nach der Gegenüberstellung eine weitere Drehung des inversen Bündels und eine Flankenanlagerung an das normal orientierte.

Bündelverlauf im Blättchenmittelnerven. In den Blättchenmittelnerven treten, wie wir sahen, mehrere (im Schema bis zu 5) Einzelbündel ein. Sie sind normal orientiert und erleiden innerhalb des Nerven keine Drehung mehr. In die Seitennerven erster Ordnung zweigen vom Mittelnerven aus stets die jeweils äußersten Bündel der Rinne Leitungsbahnen ab. Bevor der letzte Rest eines solchen Bündels der Mittelnerv-Bündelrinne als Bündel eines Seitennerven erster Ordnung ausbiegt, findet sich regelmäßig eine Verbindung zwischen ihm und dem nächstinneren Bündel der Rinne, das von hier ab als äußerstes die Abgabe der Seitennervbündel übernimmt. Wir haben also hinsichtlich dieser Verbindungen bei *Menyanthes* die gleichen Verhältnisse wie bei den Blättchen von *Sambucus*. Die Bündel der Nerven erster Ordnung sind somit von verschiedenen Blattspurbündeln abzuleiten. In den untersten Seitennerven des Endblättchens z. B. entstammen sie den Bündeln 6 und 9, in den oberen Seitennerven den Bündeln 7 und 8. An anderen Orten als den beschriebenen finden sich Bündelverbindungen zwischen den Einzelbündeln der Rinne nicht. Es liegt hierin also ein Unterschied gegen *Sambucus* vor (vgl. das bei diesem Typus über den Bündelverlauf im Blättchenmittelnerv Gesagte).

Physiologische Versuche.

Saugversuche. Oeffnung des linken Eckbündels des Blattstielbündelrohrs hat eine Färbung der betreffenden entsprechend gelagerten Blattgebiete zur Folge. Es färbt sich also bei Oeffnung der Bündel 12 und 13 ein Spreitenteil des linken Blättchens, der die basale Randzone farblos läßt (das Gebiet des Bündels 1) und den Mittelnerven des Blättchens in seinem unteren Drittel berührt, weiter oberhalb der Blättchenspitze zu aber von ihm zurückweicht und sich dem Blattrand zuwendet. Oeffnung des oberen Mittelbündels 1 hat Rötung der basalen Randzonen in beiden paarigen Blättchen zur Folge, Oeffnung des Bündels 8 eine Rötung der Spitze des Endblättchens. Es läßt sich an Hand des Schemas Fig. 7 die weitere Verteilung der Bündelgebiete erkennen. Das infolge der Oeffnung eines Bündels gerötete Gebiet ist stets zusammenhängend, also nicht durch ungefärbte Gebiete getrennt. Eine Ausnahme machen allein die zu Bündel 1 gehörigen Gebiete. Wenn man aber auf einen Schnitt zurückgeht, der weiter unterhalb des Basalschnittes der Fig. 7 liegt, so ist die Bildung des Bündels 1 noch nicht zustande gekommen, und die zu seiner Ausbildung verwandten Bündel liegen ebenso auf den Flanken der hier vorhandenen Bündelrinne, wie die Versorgungsgebiete des Bündels 1 im Blatt Flankenstellung einnehmen. Es zeigt sich völlige Uebereinstimmung der Versuchsergebnisse mit den Verhältnissen, die wir auf Grund der anatomischen Untersuchungen erwarten mußten.

Druckversuche. Die Oeffnung eines oder weniger Blattspurbündel hat die Rötung des ganzen Blattgebietes zur Folge. Der seitliche Zusammenhang aller Tracheenstränge der Blattspur ist trotz der Verteilung derselben auf so viele Einzelbündel in noch vorzüglicherer Weise als bei *Actinomeris* erreicht infolge der zeitweisen Vereintläufigkeit der Flankenbündel.

5. Typus Vicia faba.

Kurze Charakteristik des Typus: Blattspur fünfbündelig. Bündelverbindungen fast ausschließlich auf die Stielchen beschränkt. Blättchenspur dreibündelig. Durchkreuzung der Bündel im Stielchen.

Zur vergleichenden Untersuchung gelangten *Amicia zygomeris, Latyrus vernus, Vicia faba, Clianthus puniceus*. Zwischen den einzelnen Spezies zeigten sich zum Teil nicht unerhebliche Differenzen, doch

bleiben immerhin gemeinsame Charakteristika festzustellen: Der Mangel von Bündelverbindungen in den Internodien und Knoten, sowie im Blattgrund; als einzige Stelle regelmäßig vorkommender Bündelverbindungen kommt die Vereinigungsstelle der Blättchenspurbündel kurz unterhalb ihrer Divergenz in der Blättchenbasis in Betracht. Von diesen Hauptgesichtspunkten vermag *Vicia faba* bei der besonderen Einfachheit des Bündelsystems eine gute Vorstellung zu geben (vgl. dazu die Angaben von Acqua 1887, S. 34).

Anatomische Untersuchungen.

Aeußere Morphologie des Blattes. Die Blätter von *Vicia faba* sind im Gegensatz zu den Blättern aller anderen untersuchten Typen paarig gefiedert, entbehren also des Endblättchens. Die Blättchen eines Fiederpaares sind meist nicht genau gegenständig, sondern erscheinen mehr oder weniger gegen einander verschoben; besonders nimmt ein Blättchen des letzten Paares meist mehr oder weniger die Stelle des fehlenden Endblättchens ein. Die Symmetrie des ganzen Blattes ist somit zumeist nicht gewahrt (vgl. Boshart 1911, S. 99). Die Zahl der Blättchen schwankt zwischen 2 und 8 und betrug bei den untersuchten Blättern stets 4. Die Blättchen sind ganzrandig, basal gefördert, also ebenso wie das Blatt in seiner Gesamtheit asymmetrisch. In Zusammenhang damit steht die Asymmetrie des Bündelsystems, sowohl hinsichtlich der Versorgung jedes Blättchens, als des ganzen Blattes. An der Achse sind die Blätter kreuzgegenständig.

Anschluß des Blattes an die Achse. Die Achse ist von 4seitig prismatischer Gestalt und enthält ein ebenfalls 4seitig prismatisches Leitbündelrohr. Außerhalb desselben liegen in den beiden stärker vorspringenden Kanten des Achsenprismas 2 Einzelbündel; sie werden nach Abgabe der Blattspur und des Bündelrohres für den Achselsproß zwischen diesem und dem Bündelrohr der Hauptachse von letzterem abgezweigt. Sie verlaufen also innerhalb des Internodiums vor den Ecken des Bündelrohres, die in die gemeinsame Mediane des nächstunteren Blattpaares fallen. Die genannten Einzelbündel I und V durchziehen dergestalt ohne Verbindung mit dem Bündelrohr das ganze Internodium bis zum folgenden Knoten. In diesem liegen sie dann, da die Blätter an der Achse kreuzgegenständig sind, von der gemeinsamen Mediane, also auch von den Mittelbündeln dieses Blattpaares um 90 Grad entfernt. Sie erleiden auf der Höhe des Knotens eine Zweispaltung in die Aeste 1 und 1′, bezw. 5 und 5′. Diese Aeste treten als Flankenbündel in den Blattgrund ein: 1 und 5 in das eine, 1′ und 5′ in das andere Blatt. Die isolierten Außenbündel I bezw. V sind also an der Versorgung jedes der beiden Blätter beteiligt.

Innerhalb des Bündelrohres sind die primären Leitbündel meist nicht ohne Weiters zu erkennen. Auf der Höhe der Achsenknoten jedoch lösen sich Einzelbündel aus dem Verband des Rohres los und zwar zuerst die Leitungsbahnen, die um 90 Grad von den Außenbündeln entfernt sind; sie werden zum Mittelbündel 3 der Blattspur. Fast gleichzeitig mit dem Mittelbündel lösen sich die unmittelbar neben demselben gelegenen Bündel des Achsenbündelrohres aus dem Zusammenhang desselben los und beteiligen sich als Bündel 2 bezw. 4 an der Bildung der Blattspur. Der erneute Zusammenschluß des durch Abgabe der Blattspurbündel an zwei Ecken geöffneten Bündelrohres, sowie die Abgabe der Achselsproß-Bündelrohre erfolgt in ganz ähnlicher Weise, wie es für *Polemonium* angegeben wurde (vergl. Fig. 4 A); hinzu kommt bei *Vicia* nur die Neubildung der isolierten Außenbündel des nächsten Achseninternodiums, die nach Abschnürung des Achselsproßbündelrohres vom Bündelrohr der Hauptachse erfolgt. Die fünfbündelige Blattspur besteht also aus:

Bündel 1 abgeleitet vom isolierten Achsenbündel I
2, 3 (Mittelbündel), 4 abgeleitet vom Achsenbündelrohr
5 abgeleitet vom isolierten Achsenbündel V

Bündelverlauf im Blattgrund. Der Blattgrund, der bei andern Typen, z. B. *Clematis, Erodium* u. a. eine Stelle wichtiger Bündelverbindungen ist, enthält bei *Vicia* nur eine Bündelspaltung;

die Bündel 2 und 4 teilen sich in je 2 Aeste, links 2 und 2 a, rechts 4 und 4 a. Die so gebildeten 7 Bündel treten ohne weitere Verbindung oder Verzweigung in den Blattstiel über.

Bündelverlauf im Blattstiel und Spindelinternodium. Ebensowenig wie im Blattgrund treten im Blattstiel und im Internodium der Spindel Bündelverbindungen irgend welcher Art auf. Die Bündel durchziehen diese Stellen stets parallelen Laufes. Auch eine Vermehrung oder Reduktion ihrer Zahl findet nie hier, sondern ausschließlich in den Knoten statt. Die Bündelzahl muß also unterhalb des ersten Knotens notwendig 7 betragen (vgl. Petit 1887, S. 278). Im Spindelinternodium beträgt sie noch 5, und diese Zahl bleibt bis zur Abgabe des letzten Blättchenpaares erhalten. Erwähnt sei, daß neben den 5 Bündeln noch zwei kleine Bündelchen 3′ und 3″ zu beiden Seiten des Mittelbündels auftreten können, von denen weiter unten die Rede sein wird.

Bündelverlauf in den Spindelknoten. Die Verzweigungen der Spindelbündel zwecks Abgabe der Blättchenspurbündel finden in den Knoten statt. Bündelverbindungen kommen fast ausschließlich in den Stielchen vor, und zwar durchziehen sämtliche Bündel der Blättchenspur diese Stellen vereintläufig, indem sie sich zu einem Rohrbündel aneinander legen.

Einzeluntersuchung des unteren Spindelknotens. Verfolgen wir die genauen Verhältnisse des Bündelsystems im unteren Knoten an Hand des Schemas Fig. 8. Da in dem Einzelfall, nach dem das Schema gezeichnet ist, die Blättchen des Paares nicht genau gegenständig waren, so enthält das Schema nur die Basis des rechten Blättchens; die des linken ist bereits unterhalb gewesen; die Bündelverzweigungen sind jedoch bei der Versorgung beider Blättchen spiegelbildlich gleich, sodaß eine besondere Darstellung für das linke Blättchen unnötig ist. Unterhalb der Insertionsstelle dieses Blättchens würden uns 7 Bündel 1, 2, 2 a, 3, 4, 4 a und 5 von annähernd gleicher Größe entgegentreten, ferner, beiderseits des Mittelbündels 3 je ein kleines Bündel 3′ und 3″.

Diese letztgenannten kleinen Bündel sind gegen das Ende des Blattstiels vom Mittelbündel 3 abgegliedert worden; sie stellen, wie wir weiter sehen werden, eine Verbindung zwischen dem Mittelbündel 3 und den Bündeln 2 a bezw. 4 her, d. h. also mit Bündeln, die im Gegensatz zum Mittelbündel an der Versorgung des untersten Blättchenpaares beteiligt sind. Auf der Höhe des ersten Knotens geben 3′ und 3″ nämlich einen Zweig an die Bündel 2 a bezw. 4 ab, freilich erst nachdem diese ihrerseits einen Ast in das Stielchen ausgebogen haben. Unterhalb des zweiten Knotens vereinigen sich die Reste der Bündelchen 3′ und 3″ dann völlig mit den Bündeln 2 a und 4.

Zur genaueren Untersuchung des Knotens wurde eine Serie von ca. 300 Schnitten von je 10 μ Schnittdicke angefertigt und es wurden die Ergebnisse der Untersuchung im Schema Fig. 8 zusammengefaßt. Der Basalschnitt des Schemas zeigt die Bündel der rechten Hälfte noch durchaus in der Anordnung und Anzahl, wie innerhalb des Blattstiels. Auf der linken Seite dagegen fehlt Bündel 2 völlig und zwischen Bündel 1 und 2 a ist ein kleines Bündel a eingeschaltet, das, von 2 a abgegeben bei $\alpha = 700$ μ mit Bündel 1 verschmilzt und eine keineswegs regelmäßig vorkommende Bündelverbindung darstellt. Die Bündelverzweigungen auf der rechten Seite beginnen bei 900 μ, wo bei β ein Zweig von Bündel 3″ zu 4 hinüber geht. Bündel 4 wird bei $\gamma = 1600$ μ erreicht und so die oben besprochene Verbindung hergestellt. Bei $\delta = 1020$ μ gibt Bündel 4 einen Ast b ab, der von $\varepsilon = 2020$ μ ab stärker ausbiegt. Auf fast gleicher Höhe biegt Bündel 4 a als Ganzes aus, während das Flankenbündel 5 bei ϑ einen schon 20 μ später in zwei Zweige gespaltenen Ast c abgibt, der nun mit den beiden oben genannten Bündeln b und 4 a die Blättchenspur zusammensetzt. In das kurze Stielchen eintretend, gehen alsdann die 4 bisher völlig getrennten Bündel eine Bündelverbindung ein. Sie treten zu einem markumschließenden Rohrbündel zusammen, das von 2080 μ bis 2280 μ, also über eine Strecke von 200 μ innerhalb des Stielchens verläuft. Bei A in Fig. 9 ist die Anordnung der verschiedenen Bündelteile innerhalb des Rohrbündels dargestellt, und man erkennt, daß das obere Drittel des Rohres beiderseits der Blattmediane von dem Bündel c, die beiden anderen Drittel unten von b und 4 a eingenommen werden. Nach 200 μ tritt eine oberseitige Oeffnung des Rohrbündels zum Rinnenbündel ein, und die Zeichnung bei B in Fig. 8 zeigt, wie die Spaltung genau in der Blattmediane eintritt, also genau in der Mitte des von Bündel 5 abgegebenen Rinnenbündels. Die getrennten Hälften c und c nehmen also nunmehr die Flanken des Rinnenbündels ein. Bis 2410 μ bleibt die Rinne in diesem Zustand erhalten, dann aber tritt völlige Ablösung zuerst der Flankenteile c und c ein (vgl. C in Fig. 8), die als Einzelbündel dem Blättchenrande zustreben. Die Bündel b und 4 a bleiben noch eine Zeit lang vereinigt, bis dann auch hier Spaltung eintritt (siehe D in Fig. 8), Bündel b strebt der Blättchenspitze zu, so daß Bündel 4 a der unteren Blättchenhälfte zugeteilt ist. Die basale Blättchenhälfte empfängt somit die Bündel c und 4 a, die apicale nur c; es entspricht dieses der basalen Förderung des Blättchens.

Einzeluntersuchung des oberen Spindelknotens. Von besonderem Interesse war die Untersuchung des Bündelverlaufes bei der Abgliederung der letzten beiden Blättchen, zumal ja von allen behandelten Typen *Vicia faba* allein ein paariges Fiederblatt zukommt. Wie die tiefer inserierten Blättchen, so sind auch die des letzten Paares meist nicht genau gegenständig, sondern im Sinne der allgemeinen Asymmetrie des Blattes gegeneinander verschoben. Im Leitungssystem kommt diese Asymmetrie der Ausbildung am deutlichsten in der Anlage der Bündelverbindung v zum Ausdruck (vgl. Schema Fig. 9). Das Schema wurde konstruiert auf Grund einer Schnittserie von 250 Schnitten, von 10 μ Schnittdicke. Es gestattet unmittelbaren Anschluß an das Schema des unteren Knotens (Fig. 8). Der Endquerschnitt dieser Figur stimmt mit dem Basalquerschnitt jener, hinsichtlich der Bündelverteilung völlig überein. Wir haben also im Basalquerschnitt unserer

Figur 9 wieder die 5 zu lockerer Rinne angeordneten Bündel 1, 2 a, 3, 4, 5 und zu beiden Seiten des Mittelbündels die Bündelchen 3′ und 3″. Die Vereinigung dieser kleinen, wie erinnerlich, vom Mittelbündel abgezweigten Bündel mit 2 und 4, auf die eingangs bereits hingewiesen wurde, findet sich bei $\alpha = 380\ \mu$ bezw. $\beta = 500\ \mu$. Die Bündelspaltungen innerhalb des letzten Knotens werden eingeleitet, dadurch, daß bei 1440 μ das Mittelbündel 3 sich in 2 Aeste spaltet, bei δ, von denen der linke 3 a zum linken Blättchen, der rechte 3 b zum rechten ausbiegt. Auf gleicher Höhe bei γ erleidet auch das Eckbündel 1 an der Seite des tiefer inserierten Blättchens des letzten Paares eine Spaltung; der eine, die meisten Leitungsbahnen des Bündels umfassende Ast biegt in das linke Blättchen aus, der kleinere v wendet sich dem anderen Blättchen zu. Der dem linken Blättchen zustrebende Teil erleidet bei $\varepsilon = 1840\ \mu$ eine Spaltung, und seine beiden Aeste kommen bald darauf mit dem Bündel 3 a und dem völlig in das linksseitige Stielchen ausgebogenen Bündel 2 a zur Bildung des Stielchen-Rohrbündels, genau wie es früher für den unteren Knoten auseinander gesetzt wurde (vgl. Fig. 8 A). Auch die weitere Aufspaltung des Rohrbündels in seine Einzelbündel ist genau wie im unteren Knoten. Die bei $\vartheta = 1940\ \mu$ erfolgende Oeffnung des Rohres zur Rinne ist im Schema noch dargestellt. Hinsichtlich der Blättchenspur des rechten Blättchens ist zu sagen, daß in Uebereinstimmung mit der linken Seite Bündel 4 in seiner Gesamtheit ausbiegt und mit dem Ast 3 b des Mittelbündels den unteren Teil des Stielchen-Rohrbündels bildet. Das rechtsseitige Eckbündel 5, das den oberen Teil des Rohrbündels bildet, geht hierbei völlig auf. Es gibt nicht, wie Bündel 1, einen zu v analogen Zweig ab, vielmehr empfängt es bei $\varkappa = 2160\ \mu$ eben diesen Ast v, der sich also an der Rohrbündelbildung der rechten Seite beteiligt. Erwähnt sei endlich noch das Vorkommen einer Bündelverbindung zwischen dem Ast 3 b des Mittelbündels und dem Bündel v. Die Verbindung erstreckt sich von $\lambda = 1620\ \mu$ bis $\mu = 2120\ \mu$. Die in der Verlängerung der Spindel stehende Gewebespitze R empfängt keine Leitelemente oder ein kleines Bündel, das bei der Teilung des Mittelbündels bei δ abgezweigt wird.

Zusammenfassung der Ergebnisse der Einzeluntersuchungen eines Spindelknotens und Stielchens. Wir fassen die Ergebnisse der Einzeluntersuchungen in Knoten und Stielchen zusammen: Bündelverbindungen finden sich in den Knotenstellen in ganz geringer Ausbildung. Die vom Mittelbündel 3 abgegliederten Bündel 3′ und 3″ geben auf der Höhe des unteren Knotens je einen Zweig an die Nachbarbündel 2 a bezw. 4 ab. Im Internodium legen sie sich völlig an diese Bündel an. Verbindungen ebenso geringen Umfanges, z. B. zwischen 1 und 2 kommen unregelmäßig vor. Die zweitäußersten Bündel der Blattspur-Bündelrinne 2 und 4 a treten völlig in die unteren Blättchen aus, in denen sie das Bündel eines Hauptnerven der basalen Blättchenhälfte darstellen. Die nächstinneren Bündel der Rinne 2 a und 4 geben je einen Ast in beide gleichseitigen Blättchen ab, der im unteren Paar das Mittelnervbündel, im oberen das Bündel eines Hauptnerven der basalen Blättchenhälfte wird. Das Mittelbündel 3 gibt in die untersten Blättchen keine Tracheen ab. In dem oberen Paar bilden die Aeste des Mittelbündels beiderseits das Bündel des Mittelnerven. Die Eckbündel 1 und 5 der Blattspur-Bündelrinne endlich geben in jedes Blättchen der betreffenden Blattseite ein bald gespaltenes Bündel ab, dessen Zweige die basale und apicale Randzone des Blättchens versorgen. Bei der Oeffnung des Rohres zur Rinne kommen die vom Flankenbündel der Blattspur gelieferten Leitungsbahnen an die Rinnenflanken. Bald darauf divergieren die 4 Hauptbündel des Blättchens von der Blättchenbasis aus. Alle Blättchenspurbündel sind also im Stielchen zu einem Rohrbündel vereinigt. Eine Verbindung v in Figur 9 stellt am Spindelende einen Zusammenhang beider Eckbündel 1 und 5 her.

Bündelverlauf in der Blättchenspreite. Die Nervatur der Blättchenspreite ist, wie aus dem Gesagten hervorgeht, handförmig. Nachdem die Einzelbündel am Ende des Stielchens durch Aufspaltung des Rohrbündels sich getrennt haben, divergieren sie von der Blättchenbasis aus, als Bündel der 4 Hauptnerven in die Spreite hinein. Bündelverbindungen können also innerhalb der Spreite, abgesehen von dem Bündelnetz, derselben nicht mehr vorkommen.

Physiologische Versuche.

Saugversuche. Zu den Saugversuchen wurden zunächst abgeschnittene Blätter verwandt; der Einschnitt, der der Farblösung den Zutritt gestattete, mußte dann oberhalb der Verzweigungsstelle der Flankenbündel 1 und 5 der Blattspur hergestellt werden. Es kamen aber ferner auch Achsenstücke mit einem Blattpaare zur Verwendung, und der Einschnitt konnte dann in der Achse angebracht werden, also unterhalb der Verzweigungsstelle im Blattgrunde. Die Versuchsergebnisse lassen sich leicht aus den beiden Schemata Fig. 8 und Fig. 9 ersehen. Oeffnung des Mittelbündels 3 der Blattspur hatte im unteren Fiederpaar keine Rötung zur Folge, im oberen dagegen die Färbung eines Blattgebietes beiderseits des Blättchenmittelnerven und zwar in beiden Blättchen. Das gefärbte Gebiet

ging bis tief in die Blättchenbasis hinab und umfaßte beiderseits des Bündels den Blattstreifen, der nach oben durch das Gebiet des Bündels 5 d, nach unten durch das des Bündels 4 begrenzt wird, der also bis wenig über den halben Abstand beider Bündel von 3 hinaus reicht. Die Blättchenspitze gehört dem Gebiet des Bündels 3 völlig an. Oeffnung der Flankenbündel der Blattspur hatte Rötung in beiden Blättchen der betreffenden Blattseite zur Folge. Man ersieht aus der Verteilung der Bündel 5 zugehörigen Tracheen in beiden Schematen, wie in jedem der beiden Blättchen zwei getrennte Spreitenteile und zwar die untere und die obere Randzone sich röten müssen. Die Trennung dieser Versorgungsgebiete ist eine Folge der innerhalb des Stielchens bei Aufspaltung des Rohrbündels erfolgten Trennung, der von Bündel 5 stammenden Tracheen und ihrer Verlagerung an die Rinnenflanken (vgl. die Fig. A bis D im Schema Fig. 8). Auf Oeffnung des Bündels 4 a erfolgt Rötung nur in dem unteren Blättchen der rechten Seite und zwar in einem Gebiete, das beiderseits des in Fig. 8 mit 4 a bezeichneten Bündels liegt, das gegen den Blattrand also an das zu Bündel 5 gehörige Gebiet grenzt und gegen das Blattinnere sich bis zur Mitte des Abstandes zwischen Bündel 4 a und 4 erstreckt Das analoge gilt für Bündel 2 a auf der linken Seite. Steht endlich das Bündel 4 der Eosinlösung offen, so tritt im unteren Blättchen Rötung beiderseits des Mittelbündels 4 ein, und zwar von der Blättchenbasis bis zur Spitze, und im oberen Blättchen Rötung beiderseits des Bündels 4, das der Lage nach dem Bündel 4 a des unteren Blättchens entspricht. Wenn bei Benutzung eines Achsenstückes eines der beiden isolierten Achsenbündel etwa I geöffnet wurde, so trat Färbung in beiden Blättern des folgenden Knotens ein und zwar Rötung der zu den Eckbündeln 1, bezw. 1′ gehörigen Gebiete. Die Saugversuche lassen also bei *Vicia* eine Felderteilung innerhalb der Blättchen erkennen. Jedes Blättchen zerfällt in 4 Bündelgebiete, die von der Blättchenbasis fächerförmig ausstrahlen. Es tritt Gebietsdurchkreuzung ein, denn die zu einem Bündel (5 bezw. 1) gehörigen Gebiete sind durch die Gebiete anderer Bündel voneinander getrennt. Alle Ergebnisse der Saugversuche stehen mit dem Bau des Bündelsystems, wie wir ihn bei unseren anatomischen Untersuchungen feststellten, völlig in Einklang.

Druckversuche. Wenn ein einziges Blattspurbündel der Farblösung offen steht, so tritt gleichmäßige Rötung des ganzen Blattes ein. Wenn das Bündelnetz der Blättchenspreite an der Grenze der Bündelgebiete bis zum Stielchen durchschnitten ist, so tritt trotzdem völlige Rötung ein. Wenn das obere Blättchenpaar durch einen Schnitt unterhalb der Verzweigungsstelle δ in Fig. 9 völlig entfernt und die Schnittfläche verklebt ist, so tritt bei Oeffnung des Mittelbündels 3 eine Rötung des unteren Blättchenpaares meist nicht ein, trotz der Anwesenheit der Bündel 3′, 3″ und der Verbindungen β bis γ in Fig. 8. In einem von 4 Fällen erfolgte nach 20stündiger Versuchsdauer bei 50 cm Quecksilberdruck eine schwache Rötung des einen Blättchens. Wird nur ein Blättchen des oberen Paares abgeschnitten und zwar so, daß die Vereinigungsstelle der Spurbündel bei ε in Fig. 9 erhalten bleibt, so tritt bei Oeffnung des Eckbündels 1 die Rötung des andersseitigen oberen Blättchens schnell ein. Ist das Stielchen mit entfernt, so tritt die Färbung langsamer ein. In einem Falle unterblieb sie ganz; es zeigte sich, daß sowohl die Verbindung v, als das Bündel 3 a durchtrennt gewesen waren.

Die Druckversuche zeigen, wie bei völlig intaktem Bündelsystem unter den gegebenen Bedingungen von einem Blattspurbündel aus das ganze Blatt versorgt werden kann. Auch bei teilweiser Unterbrechung der Leitungsbahnen kann eine solche völlige Versorgung noch stattfinden. Es können jedoch auch Fälle eintreten, in denen diese Versorgung unmöglich gemacht ist. Der seitliche Zusammenhang aller Blattspurbündel ist also nicht so vollkommen, wie bei den später zu besprechenden Typen oder auch z. B. bei *Actinomeris*.

6. Typus Pimpinella peregrina.

Kurze Charakteristik des Typus: Blattspur 7—9bündelig, Bündelverzweigungen und Verbindungen auf die Spindelknoten und Blättchenbasen beschränkt. Die Spindelknoten durch ringförmige Verbindung charakterisiert. Durchkreuzung der Bündel.

Innerhalb keiner Gruppe der dicotylen Gewächse finden sich Blattformen, die wir als mehr oder minder zusammengesetzte Fiederblätter bezeichnen, in solcher Fülle wie bei den Umbelliferen, Spezies mit einfachen oder handförmig geteilten Blattspreiten sind nur in relativ geringer Zahl vertreten. Bei den mit typischen Fiederblättern ausgestatteten Arten ist der Bündelverlauf in Stiel und Spindel im höchsten Maße übereinstimmend, sodaß der Typus, wie wir ihn an *Pimpinella peregrina* untersuchen wollen mit ganz unwesentlichen Unterschieden für alle Umbelliferen gilt, die ich einer vergleichenden Untersuchung unterzog. Zum Vergleich wurden herangezogen *Heracleum sphondylium, Aegopodium podagraria, Antriscus silvestris* und *cerefolium, Peucedanum sativum, Pimpinella magna* und *Aethusa cynapium.* Erwähnt sei, daß durch das Vorkommen von sogenannten Centralbündeln innerhalb des Blattstiels und der Internodien kein wesentlicher Unterschied des Bündelsystems herbeigeführt wird. Es ist das auch nicht zu erwarten, da die Centralbündel nicht analog denen in der Achse ein „Spindeleigenes" System von Leitungsbahnen bilden, sondern nur infolge der Raumverengung in das Spindelinnere hineingedrängte Bündel der Bündelrinne darstellen. Vgl. das über unregelmäßige Anordnung der Bündel innerhalb der Bündelgruppen Gesagte (Kap II.) und Reichardt (1856, S. 35). Es beteiligen sich also bei Gegenwart von Centralbündeln innerhalb des Stiels, diese ebenso an den Auszweigungen in die Stielchen bezw. Spindeln zweiter Ordnung, wie die randständigen Bündel. Centralbündel der Achse dagegen verbleiben mehrere Internodien hindurch ohne Teilnahme an der Blattversorgung (vgl. Jochmann 1845, S. 26 und J. E. Weiß 1883, S. 292).

Anatomische Untersuchungen.

Aeußere Morphologie des Blattes. (Vgl. die Skizze Fig. 12). Ihrer äußeren Form nach sind die Blätter einfach bis doppelt gefiedert und zwar unpaarig. Jüngere Blätter sind stets in weiterem Maße geteilt als die älteren, zumal die grundständigen. Immerhin haben selbst bei diesen die untersten Blättchen schon zuweilen ein Blättchen zweiter Ordnung abgetrennt. An den Blättchen der höheren Paare ist wenigstens eine tiefere Einkerbung vorhanden. Wesentlich Blätter, wie das durch Fig. 12 dargestellte, wurden zu den Untersuchungen verwandt. Die Anzahl der Fiederpaare schwankte zwischen 2 und 5. Das Längenverhältnis von Blattscheide und Blattstiel nimmt mit der Höhe der Insertion der Blätter an der Achse schnell zugunsten der Scheide zu, dergestalt, daß die jüngeren Blätter keinen, oder fast keinen deutlichen Blattstiel mehr besitzen. Die Vielgestaltigkeit der Blätter ist gerade bei der Gattung *Pimpinella* bekannt (Géneau de Lamarlière 1893, S. 51).

Anschluß des Blattes an die Achse. Die Achse enthält ein Leitbündelrohr, dessen primäre Tracheenteile mehr oder weniger tief in das Mark vordringen. Die primäre Rinde besteht aus langgestrecktem Parenchym, dessen äußerste 4—5 Zelllagen den Charakter von Eckenkollenchym angenommen haben. Die Blattstiele sind auch bei den unteren Blättern, denen eine ausgesprochene Scheide nicht in dem Maße wie den oberen zukommt, stengelumfassend, sodaß die äußersten Eckbündel 1 und 7 der Blattstielbündelrinne aus dem gleichen Achsenbündel stammen und zwar aus dem Bündel, das von dem Blattstielmittelbündel 5 um 180 Grad entfernt ist. Die Blattstielbündel werden alle fast gleichzeitig aus dem Zusammenhang des Achsenbündelrohres losgelöst. Das Bündelrohr umhüllende Sklerenchymscheiden, wie sie für *Pimpinella tragium* beschrieben sind (vgl. Géneau de Lamarlière 1893, S. 48) fehlen bei *Pimpinella peregrina* in Achse und Blatteilen stets.

Bündelverlauf in Blattscheide und Blattstiel. Das bei Petit (1889) und anderweitig für Umbelliferen aufgestellte Schema gilt auch für *Pimpinella.* Die Leitbündel sind in Stiel und Spindel zu einer lockeren Bündelrinne angeordnet, die mit zunehmender Rundung der Scheide zum Blattstiel dichter wird. Die Entfernung der von einander völlig getrennten, von Parenchym umgebenen Zylinderbündel verringert sich dabei gleichmäßig. Verschiedene Größenordnung der Bündel, wie die Achse vieler Umbelliferen sie zeigt, ist hier nicht zu unterscheiden. Das Mittelbündel 5 ist das größte und beiderseits den Flanken der Bündelrinne zu nimmt die Größe der Bündel langsam und stetig ab. Bündelverzweigungen oder Vereinigungen fehlen, wie gesagt, völlig und Platten langgestreckten Parenchyms trennen die Bündel auf der ganzen Länge der Blattscheide und des Stiels (vgl. Courchet 1882 S. 118).

Uebersicht des Bündelverlaufes in der Spindel. „Die Spindel und ihre Auszweigungen besitzen im wesentlichen die gleiche Struktur nur mit steigender Vereinfachung". (Courchet 1884, S. 170). An der Uebergangszone von Stiel und Spindel finden sich zu einem Ring angeordnete Bündelverbindungen zwischen den bisher verbindungslosen Einzelbündeln und in Uebereinstimmung mit dem Satz Courchets verhalten sich nun auch bei *Pimpinella peregrina* die Leitungsbahnen in jedem Spindelinternodium und Knoten durchaus analog. In den Internodien verlaufen sie wie im Blattstiel, getrennt voneinander ohne jede Verbindung. Kurz unterhalb der Insertion der Blättchen aber findet sich dann eine auch äußerlich am Blatt als Ringwulst kenntliche Stelle, an der die Bündel durch einen ganz oder teilweise geschlossenen Ring von Verbindungen miteinander in Zusammenhang stehen. Diese Stellen allein sind der Ort für eine Verminderung der Bündelzahl. Tatsächlich findet bis zum Ende der Spindel die Reduktion von 7 oder 9 stets bis auf 3 statt. Es ist aber keineswegs jeder Knoten notwendig zugleich eine Stelle der Bündelverminderung. In Uebereinstimmung mit der Veränderlichkeit der äußeren Blattgestalt stehen auch innerhalb des Bündelsystems vorkommende Verschiedenheiten. Kräftige Blätter, wie das in Fig. 12 gezeichnete, empfangen 9 Blattspurbündel, kleinere wie das den Schemata Fig. 10, 13, 14 zugrunde liegende nur 7 Bündel. Bei diesen sind stets sämtliche Bündel an der Bildung des Verbindungsringes in den Spindelknoten beteiligt. In jedem Knoten findet dann Reduktion der Bündelanzahl statt. Empfängt jedoch ein größeres Blatt auch nur 7 Bündel, so unterbleibt die Verminderung der Bündelzahl in einem Knoten (Fig. 10). Einen letzten Fall stellt die Fig. 12 dar. Es treten 9 Bündel ein, und das Mittelbündel 5 ist im untersten Knoten weder an Bündelspaltungen noch an den Verbindungen beteiligt. Die Ringbildung ist also nicht geschlossen. Eine Verminderung der Bündelzahl tritt in jedem Knoten ein.

Bündelverlauf in Stielchen und Spindeln höherer Ordnung. Was den Bündelverlauf innerhalb der Stielchen betrifft, soweit solche ausgebildet sind, so ist zu sagen, daß die Bündelrinne sich gegen die Spreite mehr und mehr abflacht, und daß bei wiederholter Fiederung eine Ringbildung in den Spindeln höherer Ordnung ganz analog derselben in der primären Spindel auftritt. Ist die Fiederung einfach, so divergieren bei den sitzenden Blättchen der oberen Paare die Bündel von der Blättchenbasis aus direkt, und eine seitliche Verbindung zwischen ihnen, wie sie im unmittelbar benachbarten Knoten stattfand, wird in der Blättchenbasis nicht wiederholt (vgl. das Schema des oberen Knotens Fig. 13). Ist dagegen ein Stielchen zur Ausbildung gekommen. so ist dadurch die Blättchenbasis räumlich vom Knoten weiter entfernt. Es werden dann die im Stielchen getrennt verlaufenden Bündel in der Blättchenbasis in einer neuen Verbindungszone nochmals in Zusammenhang gebracht (vgl. das Schema des unteren Knotens Fig. 10 und das Schema der Blättchenbasis (Fig. 14).

Einzeluntersuchung des Bündelverlaufes in den Spindelknoten. Da die Verhältnisse bei *Pimpinella* besonders verwickelt sind und schwierig zeichnerisch einwandfrei und dabei leicht verständlich wiederzugeben, so ist für die Abbildung der Schemata beider Knoten eine verschiedene Darstellungsweise gewählt. Beide Schemata geben hinsichtlich der Bündelverzweigungen das Gleiche wieder, jedoch ist der Verbindungsring des untersten Knotens (Fig. 10) so gezeichnet, daß man besonders unter Zuhilfenahme der Querschnittsfiguren (Fig. 11) die Strecken d. h. die Höhen in vertikaler Richtung ersehen kann, während derer Verbindungen zwischen den verschiedenen Bündeln bestehen. Beispielsweise zeigt das Schema, wie das Mittelbündel sich bedeutend früher aus der Ringverbindung wieder löst, als die Nachbarbündel, und daß ferner die in die Stielchen eintretenden Aeste des Mittelbündels länger im Verband bleiben, als der in der Spindel verbleibende Mittelast. Die Ringverbindung ist also in diesem Schema nur soweit angegeben, daß man sehen kann, über eine wie lange Strecke jedes Bündel mit Tracheen des Ringes in Verbindung steht. Dagegen gibt es nicht wieder, ob der Ring, der Bündel 2, 3, 4 berührt, nur Verbindungen von 2 zu 3 und von 3 zu 4 enthält, oder auch direkte Verbindung von 2 zu 4. Das Schema des zweiten Knotens (Fig. 13) gibt im Gegensatz dazu alle Verbindungen, ohne Rücksicht auf die Dauer ihres Bestehens (Höhe in vertikaler Richtung) als Verbindungsstriche an und gestattet infolgedessen einen klareren Einblick in den Verlauf der einzelnen Bahnen, aus denen der Ring sich zusammensetzt. Beide Schemata sollen einander ergänzen. Außerdem sind die Querschnittsbilder (Fig. 11) für den unteren Knoten beigegeben.

Der untere Knoten (Fig. 10 und 11). Die Schnittserie umfaßte 150 Schnitte von je 20 μ Dicke. Das Schema läßt erkennen, daß 7 Bündel in den Knoten eintreten, und daß die Zahl im Knoten nicht vermindert wird. Falls eine Reduktion der Bündelzahl eintritt, unterbleibt nur die Verzweigung der Eckbündel 1 und 7, und diese treten völlig in die Stielchen über. Dieser Fall ist also aus dem Schema leicht abzuleiten. Wir wollen die Vorgänge der Verzweigungen und Verbindungen an Hand der Querschnittsbilder verfolgen. Am Ausgangspunkt unserer Betrachtung bei 640 μ sind die Blattspurbündel noch völlig ge-

trennt voneinander, so wie sie auf der ganzen Länge des Blattstiels verliefen. Es sind in unserem Einzelfalle 7 parallel verlaufende Zylinderbündel, die zur Bündelrinne angeordnet sind. Auf der Höhe des Schnittes I bei 680 μ hat die Bildung der Ringverbindung ihren Anfang genommen. Horizontal verlaufende Tracheen ziehen von Bündel 1 nach 2 bezw. von 7 nach 8. Der Ring beginnt also an den Flanken der Bündelrinne und ist bei 730 μ im Schnitt II schon über die Bündel 3 und 5 hinaus gegen das Mittelbündel 4 vorgeschritten. Auf dieser Höhe beginnen auch die Bündelspaltungen, die zur Abzweigung der Blättchenspurbündel führen, und die Bündel erscheinen daher seitlich stark verzerrt, indem eine äußere Partie ihrer Leitungsbahnen sich langsam an der inneren, der Spindel verbleibenden vorbeischiebt. (Vgl. die Bündel 2a, 2b und 6a, 6b in Schnitt II). Die Bündelverbindungen des Ringes stehen mit beiden Teilen der Bündel in Zusammenhang. Schnitt III bei 750 μ zeigt die Ringbildung vollendet und in ihrer stärksten Ausbildung. Er liegt an der am Blattstiel äußerlich durch den Ringwulst gekennzeichneten Stelle. Die Bündelverzweigungen sind gegen Schnitt II weiter fortgeschritten; die Teilbündel 1a und 1b, 7a und 7b sind schon voneinander getrennt, aber durch die Ringverbindung noch in Zusammenhang. Alle Bündel erleiden Zweiteilung, das Mittelbündel Dreiteilung. Von dieser Stelle ab geht die Ringverbindung langsam zurück und zwar in umgekehrter Richtung, dergestalt, daß zuerst Mittelbündel 4, das zuletzt in die Verbindung eintrat, wieder frei wird, dann fortschreitend die Bündelpaare 3 und 5, 2 und 6, sowie 1 und 7. Zu bemerken ist weiterhin, daß die Aeste der gespaltenen Bündel, die der Hauptspindel angehören, stets vor den entsprechenden Seitenzweigen den Verband verlassen, also 4 vor 4a und 4b. (Vergl. das Schema Fig. 10). Demgemäß zeigt uns Schnitt 4 bei 840 μ das Mittelbündel 4 schon völlig außerhalb des nicht mehr geschlossenen Ringes, dem 4a und 4b noch angehören. Schnitt V bei 880 μ läßt die Spindelbündel 3b, 5a, 2b und 6a weiter losgelöst erkennen, als die entsprechenden Blättchenspurbündel 3a, 2a, 5b und 6b. Der Ring berührt also jetzt nur noch die Leitungsbahnen dieser letzteren Bündel, man erkennt seine gegen Schnitt III verminderte Breite. Schnitt VI bei 960 μ zeigt völlig losgelöst die Spindelbündel 3b, 4 und 5a, sowie die Stielchenbündel 4a, 4b, 3a und 5b, alle infolge der Ausbiegung mehr oder minder schief geschnitten. In Schnitt VII bei 1040 μ sind nur noch die völlig gespaltenen und auseinandergerückten Bündeläste 2b, 2a, 1a, 1b mit 6a, 6b, 7a und 7b in Verbindung. Merkwürdig ist dabei die Verbindung zwischen 2a und 1b, bezw. 7a und 6b, die auch im Schnitt VIII bei 1100 μ noch erhalten ist. Zuletzt wird die Verbindung zwischen 1b und 7a in der Spindel gelöst und das Endstadium des Schnittes IX bei 2000 μ erreicht. Die Bündel gleichen Ursprungs sind im Schnitt IX mit gleichen Zeichen versehen, und man erkennt, wie vom Blattspurmittelbündel sich die beiden Blättchenspurmittelbündel ableiten, von den dem Mittelbündel benachbarten Bündeln 3 und 5 (mit einfacher Schraffur bezeichnet) die beiden Bündel rechts und links neben den Stielchen-Mittelbündeln, von den folgenden Bündeln der Blattspur 2 und 6 (weiß und punktiert) die apikalen Flankenbündel der Blättchenspuren und von den Flankenbündeln 1 und 7 der Blattspur die basalen Flankenbündel der Blättchenspuren.

Ein oberer Spindelknoten. Von dem untersten Knoten sind die oberen dadurch verschieden, daß die Blättchen sitzend sind. Die Bündel divergieren daher gleich von der Knotenstelle aus, ohne eine zweite Verbindungszone an der Basis der Spreite zu durchlaufen. Daraus wohl erklären sich die Unterschiede, die innerhalb der Verbindungen dieses Knotens im Vergleich zu denen des unteren auftreten. (Vgl. das Schema Fig. 13).

Wir finden 7 Bündel 1—7 am Grunde des Knotens. 600 μ oberhalb des Basalschnittes des Schemas beginnen die Verbindungen zwischen Bündel 3 und 4. Seit α = 410 μ schon ist vor dem Mittelbündel ein blindes Bündelende aufgetreten, mit dem nun bei β = 680 μ 2 Bündeläste der Bündel 3 und 4 vorübergehend in Verbindung treten. 100 μ weiter oberhalb ist diese Verbindung zwischen 3 und 4 hergestellt durch Vereinigung eines von 4 abgesandten Zweiges 4a mit Bündel 3 (bei ψ). Ein anderer Teil a des Bündels 3 beginnt sich gegen das Mittelbündel hin einwärts zu verschieben und ist bei 800 μ aus dem Zusammenhang mit 3 gelöst. Auf dieser Höhe entsendet das Mittelbündel 4 einen Zweig g dem genannten Bündel a entgegen, und von 870—930 μ sind beide vereinigt. Bei γ = 870 μ zeigt sich ferner das linke Eckbündel 1 in zwei Aeste 1a und 1b gespalten. Von jetzt ab beginnt auch die rechte Seite aus ihrer bisher unveränderten Bündelanordnung zur Beteiligung an Bündelverzweigungen und Verbindungen überzugehen. Eine Teilung des Eckbündels 7 ist bei δ = 900 μ eingetreten, und unterhalb des Mittelbündels fügt sich analog dem Bündel g jetzt auch rechts ein symmetrisch gelegenes Bündel h zwischen Bündel 4 und 5, ohne noch an eines der beiden Anschluß zu finden. In Bündel 5 macht sich bei ε der Beginn einer Spaltung wie links bei 3 bemerklich. Bei ψ = 950 μ ist die Verbindung zwischen 4a und Bündel 3 gelöst, und 4a strebt mehr und mehr aus der Zone der Verbindungen heraus. Es treten nun gleichzeitig mehrere Verzweigungen auf, die bei ξ = 980 μ den gegenseitigen Anschluß finden und zwar zwischen den Aesten g und h und dem Mittelbündel 4, sowie zwischen den inneren Aesten der Eckbündel 1b und 7b und den ihnen benachbarten Bündeln 2 und 6, links bei ϑ, rechts bei $\varkappa$. Auf gleicher Höhe zweigt ferner das Mittelbündel 4 auch bei ξ nach rechts den zu 4a analogen Ast 4b ab, der bei λ in Verbindung mit h und dem Bündel 5 tritt. Eine neue Bündelverbindung quer durch das Spindelparenchym entsprechend der im unteren Knoten zwischen Bündel 1 und 7 festgestellten macht sich jetzt bei 980 μ geltend, indem zuerst links, wo jetzt eine dauernde Verbindung zwischen 1b, 2 und 3 hergestellt ist, ein starker Zweig v von den Bündeln 2 und 1b aus der Spindelmitte zustrebt, ohne noch mit einem Bündelzweig der rechten rückständigen Seite in Verbindung zu treten. Hier rechts hat Bündel 5 bei ε sich endgültig in seine beiden Aeste 5a und 5b gespalten. Beide bleiben jedoch noch in Verbindung mit dem Aste 4b und senden ins Spindelinnere bei μ Bündelzweige vor, die sich vereinigen und bei 1010 μ den Anschluß an die linke Seite finden (v). Zu einer völligen Schließung des Ringes in einer horizontalen Ebene kommt es hier nicht, weil die Verbindung mit 4a schon wieder gelöst ist. Auch die äußersten Flankenbündel 1a links, 6 und 7b, die verschmolzen sind, sowie 7a rechts treten bei υ = 1020 μ durch Bündelzweige mit in den Verband ein. Bei 1030 μ sind jedoch 7a bei φ und 1a bei χ wieder gelöst, und sie biegen nun schnell in die Blättchen aus, in denen sie die basalen Flankenteile versorgen. Im übrigen bleibt die Ringverbindung noch erhalten, ja sogar 4a tritt bei ϱ erneut in Verbindung mit ihr, dadurch, daß es einen Ast 3a von 3 empfängt, der seinerseits noch mit 3b in Verbindung bleibt. Ein anderer Teil 3a, von Bündel 3 bleibt noch in der

Spindel, löst sich jedoch bei $\pi = 1180\ \mu$ auch seinerseits los und legt sich nun der apikalen Seite des Bündels 4 a an bei k. Dieses Bündel 4 a enthält also jetzt bei 3 Teile verschiedenen Ursprungs: in der Mitte einen Teil 4 a, der dem Mittelbündel 4 entstammt, basal (außen) einen Teil von 3 (3 a) und apikal (innen) einen anderen Teil von 3 (3 a″). Diese Zone k von 100 μ Länge ist also eine Stelle der Vereintläufigkeit für Bündelbestandteile der Bündel 3 und 4. Vor der Divergenz in der Blättchenbasis, die bei $\sigma = 1280\ \mu$ beginnt, sind also die Blättchenspurbündel z. T. vereintläufig (vgl. das bei der Entwicklungsgeschichte des Bündelsystems Gesagte). Auf dieser Höhe bei $\tau = 1280\ \mu$ löst sich endlich auch ein Ast des Bündels 2 aus der Ringverbindung los, an der seit 1240 μ nur noch die Bündel 1 und 2, sowie 6 und 7 beteiligt waren. Dieses Bündel 2 a tritt ebenfalls in das Blättchen aus, während der Rest des Bündels 2 b in der Spindel verbleibt und zugleich die Verbindung zwischen 2 und 6 völlig schwindet. Ein Ast von 2 a tritt endlich als 2 a′ wieder in die Spindel zurück. Auf dieser Höhe haben wir nun also folgende Bündelverteilung: in der Spindel eine lockere Bündelrinne aus den Bündeln 2 a′, 2 b, 3 b, 4, 5 a, 6 a, 6 b′, als Blättchenspur links 1 a, das Mittelbündel k mit seinen drei Bestandteilen 3 a, 4 a, 3 a′ und zuletzt 2 a. Auf der rechten Seite, wo die Entstehung der Bündel wegen völliger Analogie nicht weiter angegeben ist, außen 7 b als Mittelbündel 5 b′ + 4 b + 5 b und innen 6 b. In beiden Blättchen tritt im Mittelbündel nun die Abspaltung des unteren Flankenteils ein, rechts bei $\omega = 1310\ \mu$, links bei σ.

Bündelverlauf in der Blättchenbasis. Im Schema des oberen Knotens trat uns der Fall entgegen, in dem unmittelbar an den Verbindungsring und die Bündelverzweigungen des Spindelknotens die Divergenz der handförmig auseinanderstrebenden Blättchenspurbündel sich anschließt. Bündelverbindung fand hier in der Blättchenbasis nur zwischen den Bestandteilen der Bündel 4 und 3 bezw. 5 statt. Infolge der unmittelbar vorausgegangenen Verbindungen in den Knoten, die die Leitungsbahnen aller Bündel umfaßt, erscheint eine nochmalige seitliche Verbindung der Blättchenspurbündel nicht als Bedürfnis. Abweichende Verhältnisse liegen aber vor, wenn zwischen die Ringverbindung im Spindelknoten und die Blättchenbasis ein Stielchen eingeschaltet ist; dadurch sind Blättchenbasen und Spindelknoten räumlich voneinander getrennt. Es mag daher in höherem Maße von Wichtigkeit sein, die im Stielchen völlig getrennten Bündel vor ihrer endgültigen Divergenz in der Spreite nochmals zusammenzufassen.

Dieser Fall ist in einfachster Weise unterhalb des Endblättchens verwirklicht, da hier die geringste Zahl der eintretenden Bündel (3) zur Verbindung gebracht werden soll. Unterhalb des Endblättchens haben wir die drei seit dem letzten Spindelknoten getrennten Bündel a, b und c. Eine Serie von 140 Schnitten von je 10 μ Dicke lieferte folgendes Ergebnis: Die Bündel a und c erleiden eine Spaltung links bei 80 μ, rechts erst bei 180 μ, und während der jeweils flankenwärts gelegene kleinere Ast a_1 bezw. c_1 direkt der Spreite zueilt, tritt der größere innere a bezw. c mit dem Mittelbündel b in seitliche Verbindung dadurch, daß er eine Strecke mit ihm vereintläufig wird. Links von 240 μ bis 480 μ, rechts von 460 μ bis 550 μ. Es ist also auch eine kurze Verbindung von a und c hergestellt. Oberhalb dieser Vereintläufigkeit tritt Divergenz der Einzelbündel ein, so daß bei 600 μ der Querschnitt die gleichen 5 getrennten Bündel zeigt, wie bei 200 μ. Bei 1380 μ kommt durch Vereinigung der Bündel a und a_1 bezw. c und c_1, letzteres bei 1410 μ ein Flankenbündel a bezw. c, wie es sich unten im Stielchen fand, erneut zustande. Bei 1100 μ links und 1230 μ rechts sendet das Mittelbündel die Bündel der untersten Nerven erster Ordnung ab. Das Bündelnetz der Spreite wird weiterhin gebildet in der Spreitenmitte durch Abgliederung des Bündels b an den Spreitenflanken von den Bündeln a bezw. c. Die Symmetrie des Endblättchens gibt sich auch in dieser Bündelverteilung kund.

Der kompliziertere Fall, in dem die seitliche Verbindung von 5 Bündeln unterhalb der Divergenzstelle herzustellen ist, sei an einem linken Blättchen des gestielten unteren Fiederpaares dargelegt. Das zugehörige Schema (Fig. 14) gestattet unmittetbaren Anschluß an das des untersten Knotens. Das in ihm vorhandene Bündel 1 a″ an der basalen Flanke der Blättchenbasis ist kurz zuvor von Bündel 1 a′ abgegliedert. Die Ausbildung der Bündelverbindungen und der Blättchbasen ist im einzelnen aus dem betreffenden Schema ersichtlich. Von Bedeutung ist, daß die Anordnung der Bündel in der Blättchenbasis gegen die im Stielchen nicht verändert ist. Die Bündelverbindungen werden bei $\alpha = 730\ \mu$ durch eine verticale Verbindung zwischen 1 a′ und 3 a′ begonnen. Oberseits beginnt die entsprechende Verbindung bei $\beta = 1490\ \mu$, ist aber hier in Form einer längeren Vereintläufigkeit d von 1490 bis 1580 μ ausgebildet. Bei $\gamma = 1080\ \mu$ oben und $\delta = 1120\ \mu$ unten beginnen die Bündel 3 a″ bezw. 3 a′ ihren dem Mittelbündel zugewandten Flankenteil einwärts zu drehen, bis er vor den Lücken dieser Bündel und des Mittelbündels in inverser Stellung, d. h. den Gefäßteil der Blattunterseite zugewandt, orientiert ist. Beiderseits ist dieses bei 1200 μ erreicht. Unterseitig bleibt diese Anordnung bis 1420 μ, oberseitig bis 1570 μ erhalten. Inzwischen gibt das Mittelbündel 4 a nach unten bei $\varepsilon = 1220\ \mu$ und nach oben bei $\xi = 1420\ \mu$ einen Ast an Bündel 3 a′ bezw. 3 a″ ab. Ersteres wird erreicht bei $\vartheta = 1330\ \mu$, letzteres bei $\varkappa = 1450\ \mu$. An das um diese Teile verminderte Mittelbündel legen sich nun die inversen Bündel derart an, daß ihr ehemaliger Flankenteil wieder flankenwärts liegt, sie machen also eine völlige Drehung um ihre Längsachse durch. Das Mittelbündel wird bei $\lambda = 1370\ \mu$ bezw. $\upsilon = 1590\ \mu$ erreicht. Beiderseitig ist es jedoch nicht der ganze von 3 a′ bezw. 3 a″ abgelöste Bündelteil, der das Mittelbündel erreicht, denn eine Hälfte e bezw. f desselben wendet sich zum Ausgangsbündel zurück, das unterseitig bei $\varphi = 1430\ \mu$, oberseitig bei $\chi = 1640\ \mu$ erreicht wird. Der obere Ast sendet zudem ein Bündel g direkt in die Blättchenspreite hinein. Kurz nach Aufnahme des zurückkehrenden Bündels findet Dreispaltung des Bündels 3 a′ statt bei $\varphi = 1450\ \mu$.

Die Verhältnisse oberhalb 1640 μ sind also die folgenden: an der oberen Flanke liegt Bündel 2 a. Es folgen ein größeres und ein kleineres Bündel, die sich von 3 a″ ableiten, weiterhin das größte der Blättchenspitze zustrebende Bündel 4 a, dessen Flanken aus Tracheen der Bündel 3 a″ bezw. 3 a′ bestehen, einstweilen noch unverzweigt. Weiterhin ein kleines und zwei große Bündel, die von 3 a′ abzuleiten sind und endlich zwei kleine Bündel, die 1 a′ entstammen. Die Reihenfolge 1—5 ist gewahrt. Die Bündelverbindung umfaßt alle Bündel, ist jedoch zwischen den Flankenbündeln 1 a′ und 2 a nicht durch

einen oberseitigen horizontalen Ast erreicht, wie in der Spindel, sondern nur durch Vermittlung der Bündel 3 und 4. Es besteht also keine geschlossene Ringverbindung.

Zusammenfassung der Einzeluntersuchungen des Bündelverlaufes in Spindelknoten und Blättchenbasen. Das prinzipiell Wichtige hinsichtlich des Bündelverlaufes innerhalb der Spindelknoten ist, wie die Einzeluntersuchungen zeigten, folgendes: Alle in den Spindelknoten eintretenden Bündel, zuweilen mit Ausnahme des Mittelbündels, teilen sich in einen Ast, der in das Stielchen bezw. Blättchen eintritt und einen anderen, der in der Spindel verbleibt. Die rechts vom Mittelbündel gelegenen Bündel geben ihren Seitenzweig in das rechte Blättchen, die links gelegenen ins linke Blättchen ab, das Mittelbündel, falls es beteiligt ist, in beide Blättchen. Alle Bündel, soweit sie sich an den Verzweigungen beteiligen, stehen miteinander durch einen Ring horizontal verlaufender Tracheen, wie wir sehen werden, Bündelbrücken, in seitlichem Zusammenhang. Das Mittelbündel ist nur auf eine kurze Strecke im Zusammenhang mit den Ringverbindungen, die anderen Bündel umso länger, je weiter sie vom Mittelbündel entfernt sind. Die in die Blättchen austretenden Bündeläste sind länger im Zusammenhang, als die in der Spindel verbleibenden.

Hinsichtlich des Bündelverlaufes in den Blättchenbasen ist als wesentlich Folgendes hervorzuheben: Die Blättchenspurbündel divergieren bei sitzenden Blättchen von der Insertionsstelle des Blättchens an der Spindel aus direkt in die Spreiten. Bei den gestielten Blättchen findet in der Blättchenbasis eine nochmalige allseitige Verbindung der Bündel statt. Es kommt dabei nicht zur Ausbildung eines Verbindungsringes, sondern es stehen nur je zwei benachbarte Bündel miteinander in Zusammenhang. Zwei der Bündel nehmen für einige Zeit inverse Stellung ein. Im Endblättchen sind infolge der geringeren Zahl der Blättchenspurbündel (3) die Verhältnisse einfacher, als in den paarigen Blättchen.

Bündelverlauf in der Blättchenspreite. Nach Courchet (1883, S. 11) kommt den Umbelliferen mit wenigen Ausnahmen, zu denen *Pimpinella* nicht zu rechnen ist, fiederförmige Nervatur zu (*type penninerve*). Man kann von Fiedernervatur jedoch nur sprechen, wenn man die fiederförmigen Verzweigungen der primären und event. der sekundären Spindeln vor Augen hat. Betrachtet man dagegen das, was in der Regel als „Nervatur" bezeichnet wird, also die Verzweigungsart der Bündel innerhalb der Spreite, so ist die Nervatur innerhalb der Blättchen von *Pimpinella* jedenfalls nicht als fiederig zu bezeichnen (vgl. das über Fiedernervatur beim einfachen Blatt Gesagte: Kap. V). Wir sahen beispielsweise 5 Bündel in die Blättchenbasis eintreten und nach Verbindung untereinander divergieren (vgl. das Schema Fig. 13). Beim Endblättchen freilich ist die Zahl der eintretenden Leitbündel auf 3 reduziert, und die seitlichen sind sowohl an Querschnittsgröße, als an Versorgungsgebiet gegen das mittlere stark benachteiligt. Darum aber ist eine prinzipielle Aenderung nicht eingetreten. Keineswegs besteht eine Gleichwertigkeit der Blättchenspurseitenbündel a und c mit den an Größe gleichen vom Mittelbündel b abgezweigten Seitennervbündel erster Ordnung b_1 und b_2. Es wäre also die Nervatur der Blättchen als typisch handnervig zu bezeichnen (vgl. Die Entwicklungsgeschichte des Bündelsystems). In allen Fällen ist es zweckmäßig, die Beschreibung der Spreitennervatur und die des Bündelverlaufes in der Spindel zu trennen. Das Blatt von *Pimpinella* ist fiederförmig geteilt (Fiederblatt), die Nervatur der Blättchen ist handförmig.

Wir verfolgen nunmehr den Leitbündelverlauf in einem Blättchen, wie es dem Schema Fig. 14 entspricht, also einem Blättchen des untersten Paares. Die äußersten Seitennervbündel 1 a und 2 a, die an Umfang die kleinsten sind, verlaufen in der Nähe des Blättchenrandes und geben Seitennerven erster Ordnung hauptsächlich gegen das Blättcheninnere, weniger gegen den Rand hin ab. Diese Seitennerven bilden mit ihren Auszweigungen das feinste Spreitenbündelnetz in diesen Blattteilen. Das Bündel 1 a' tritt nicht stets auf, seine Ausbildung steht im Zusammenhang mit der basalen Förderung des Blättchens. 1 a gibt in der Regel an seiner basalen Seite einen größeren Seitennerv erster Ordnung ab. Die übrigen Verzweigungen heben sich aus dem feinen Spreitenbündelnetz nicht mehr als stärkere Bündel hervor. Das Schema läßt erkennen, wie die nun folgenden nächstinneren Blättchenspurbündel 3 a' und 3 a'' schon bald an mehrere nahezu gleichgroße Nerven erster Ordnung verteilt werden. Auch hier ist bei paarigen Blättchen die Zahl auf der basalen Hälfte größer

(3 gegen 2 in Fig. 14). Die peripheren dieser Teilbündel sind die stärkeren. Sie geben auf ihrer, dem Blattrand zugewandten Flanke nacheinander mehrere größere Seitenbündel zweiter Ordnung ab, und auch die von diesen abgezweigten Seitenbündel dritter Ordnung treten noch aus dem feinsten Bündelnetz als stärkere Bündel hervor. An ihrer, dem Mittelbündel zugewandten Flanke geben aber die Bündel erster Ordnung nur wenige, an Umfang geringe Seitenbündel zweiter Ordnung ab, sodaß die Grenze der Bündelgebiete an dieser Seite in geringer Entfernung vom betr. Bündel verläuft, an der dem Blattrand zugewandten Seite aber in größerer Entfernung. Die innersten Zweige der Bündel 3 a′ und 3 a″ verlaufen dem Mittelbündel 4 a relativ nahe benachbart und entfernen sich erst allmählich mehr von demselben. Auch bei ihnen sind die nach außen hin abgegebenen Seitenbündel zweiter Ordnung größer, als die nach innen zu abzweigenden. Es treten die nach außen gelegenen Seitenbündel dritter Ordnung noch aus dem Bündelnetz hervor, jene auf der inneren Seite hingegen nicht mehr. Das Mittelbündel 4 a endlich zweigt, solange die Aeste der Bündel 3 a′ und 3 a″ ihm stark genähert sind, nichts oder nur äußerst geringe Seitenbündel ab, weiter gegen die Blättchenspitze zu aber, gibt es dann nach beiden Seiten starke Seitenbündel in Nerven erster Ordnung ab, von denen wiederum noch deutliche Seitennerven zweiter Ordnung abzweigen. Erst deren Verzweigungen gehören dem feinsten Bündelnetz an.

In die Blattzähne tritt geraden Laufes stets ein mittleres Bündel, je nach der Lage des Zahnes verschieden hoher Ordnung ein; hinzutretend kommen noch zwei seitliche Bündel dem gleichen Spitzchen zu, die entweder bogig dem Rand genäherte Seitenbündel des Zähnchen-Mittelbündels sind, oder ihren Ursprung nehmen aus der Spaltung eines gegen den benachbarten inneren Zahnwinkel stoßenden Bündels, oder endlich aus Tracheen beiderlei Ursprungs vereinigt sind. Kurz unterhalb der Wasserspaltenapparate der Zahnspitze legen sich diese 3 Bündelenden aneinander und endigen schwach pinselartig ausstrahlend mit ihren Einzeltracheen in dem Epithem der Wasserspaltenapparate. Analoge Verhältnisse bei verwandten Umbelliferen-Gattungen sind besprochen bei Reinke (1876, S. 119). Das feinste Bündelnetz umschließt mit seinen Maschen die letzten Auszweigungen und Enden der Bündel. Seine Dichte und die Feinheit seiner Maschen ist innerhalb des Blättchens geringen Schwankungen unterworfen. Aus mehreren Feststellungen scheint hervorzugehen, daß die Verbindungen der letzten Bündelverzweigungen in der Nähe der Blättchenspitze eine engere ist, als an der Blättchenbasis, daß also hier die Maschenweite größer ist. Die Zahl der Maschen und damit auch die der freien Endigungen pro Flächeneinheit, aber sogar die Zahl der freien Endigungen pro Masche ist in der Blättchenbasis geringer als in Gebieten mittlerer Lage, und dort wiederum geringer, als in den peripheren Teilen, den Blattzähnen u. s. w.

Einige Zahlen lassen die Verhältnisse erkennen. Die Beobachtungen wurden gemacht, 1. an einem Blättchen des unteren Paares, 2. an einem Endblättchen und zwar in einem Blattzahn (α), in mittlerer Lage (β) und in der Blättchenbasis (γ).

	Spreitengebiet	α	β	γ
1.	Durchschnittliche Maschengröße in mm²	0,44	0,54	0,68
	Zahl der freien Endigungen pro 1 mm²	7,0	6,4	2,4
	Zahl der freien Endigungen pro Masche	3,2	3,5	2,0
2.	Durchschnittliche Maschengröße in mm²	0,56	0,6	0,72
	Zahl der freien Endigungen pro 1 mm²	8,2	7,4	3,9
	Zahl der freien Endigungen pro Masche	4,4	4,4	2,8

Das Vorkommen der freien Endigungen ist fast ausschließlich auf das Innere der Maschen des Bündelnetzes beschränkt, und nur in ganz vereinzelten Ausnahmefällen konnte ich das Vorkommen einer Bündelendigung außerhalb des dem Rande parallel laufenden Bündels feststellen.

Bau der Leitbündel in Stiel und Spindel, sowie in den Spreitenteilen. Fig I und II der Tafel I geben Querschnittsbilder des Tracheenteils eines Spindelbündels wieder Die Leitbündel von *Pimpinella* können als typische Bündel mit Tracheenzügen genannt werden. In Kapitel II ist der Bau eines solchen Leitbündels, und es sind besonders die Verbindungen zwischen den verschiedenen in ihn vereinigten Tracheensträngen untereinander allgemein dargelegt worden; es soll nun das Bündel von *Pimpinella* als Beispiel für die dort erwähnten Verhältnisse eingehender besprochen werden.

Tracheenzüge erscheinen, wie wir sahen, auf Querschnitten als unregelmäßige Gruppen benachbarter Tracheen, und wir finden daher in beiden Querschnittsbildern die Tracheen in einer Reihe von scheinbar isolierten Gruppen angeordnet.

Einzeluntersuchung der diffusen Verbindungen innerhalb der Tracheenteile. Die beiden in Fig 1 und 2 dargestellten Schnitte entstammen einer Querschnittserie von 10 μ dicken Mikrotomschnitten durch den Tracheenteil desselben Bündels und sind 250 μ voneinander entfernt. Fig. II stellt den unteren, Fig. I den oberen Querschnitt dar. Von Schnitt zu Schnitt wurde der Verlauf der Tracheen verfolgt und so das im weiteren angegebene Resultat gewonnen. In Fig. II sehen wir die Gesamtheit der Tracheen in 15 Tracheenzüge gespalten, von denen einige beispielsweise π und q durch einzelne Tracheen repräsentiert werden, während andere zahlreiche, bis zu 9 Tracheen umfassen. Wir haben in Kapitel II dargelegt, daß die auf Querschnitten erscheinende Isolierung der Tracheenstränge innerhalb des Tracheenteils nur scheinbar ist, und daß eine Verfolgung der Einzeltracheen innerhalb einer Serie von Querschnitten erkennen läßt, wie die Stränge durch Verbindungen im Zusammenhang stehen. Der vorliegende Fall gestattet uns, Verbindungen kennen zu lernen, die wir als diffuse Verbindungen bezeichneten, und zwar handelt es sich in den meisten Fällen um echte Strangverbindungen, nicht um Strangbrücken. Wir müssen also nach der oben gegebenen Definition erwarten, daß wir im oberen Schnitt Fig. I in einem Tracheenzug Tracheen vereinigt finden, die im unteren Schnitt Fig. II verschiedenen Tracheenzügen angehörten. In beiden Querschnittsbildern sind die gleichen Tracheen mit den gleichen Buchstaben bezeichnet, und wir wollen die große Tracheengruppe d, f, g, h, l im oberen Schnitt ihrer Entstehung nach verfolgen. Wir finden, daß die Tracheen g und f auch im unteren Schnitt schon demselben Tracheenstrang angehörten und ihre Lage innerhalb des Tracheenteils ungefähr beibehalten haben. Sie waren im unteren Schnitt mit einer Trachee ε zu einem Strang vereinigt. Im oberen Schnitt hat ε sich losgelöst und verläuft isoliert. Im Gegensatz zu f und g stammen die anderen in Fig. I in gleichem Strang vereinigten Tracheen aus verschiedenen Tracheensträngen der Fig. II. Die Trachee d z. B., die im oberen Schnitt an f angelehnt ist, gehörte weiter unterhalb dem großen Tracheenstrang an, der die Tracheen a, b, c, d und noch 5 andere umfaßte, und der im oberen Schnitt in 4 Teile gespalten ist: in die Trachee a, die isoliert verläuft, in b und c, die einen Strang bilden, in d, die, wie wir sahen, sich an f angelehnt hat, und die übrigen unbezeichneten Tracheen, die sich mit einem anderen Strang der Figur II zu einem großen Strang vereinigten. In ganz ähnlicher Weise wie d dem zerspaltenen Tracheenstrang a, b, c, d .... entstammt, leiten sich die Tracheen h und l vom Strang s, l, h, o .... ab. Es ist nicht nötig, im einzelnen darauf einzugehen. Hingegen soll von Trachee s noch kurz die Rede sein. Im unteren Schnitt gehört sie der letztgenannten Gruppe s, l, h, o an, im oberen Schnitt ist sie nicht vorhanden. In dieser Trachee haben wir, wie man aus der Tatsache des Verschwindens entnehmen kann, eine Strangbrücke vor uns. Sie hat sich bald oberhalb des unteren Schnittes vom Strang s, l, h, o losgelöst und ist eine zeitlang isoliert verlaufen. Sie hat sich alsdann an die vom Strang f, g schon losgelöste Trachee ε angelegt und dadurch, daß sie durch weitere Drehung mit ihrer anderen Seite auch Trachee f berührte, vorübergehend einen Strang ε, s, f, g, d entstehen lassen. Auf dieser Höhe etwa haben sich dann die Tracheen l und h aus dem Strang l, h, o etc. losgelöst und noch ehe sie mit f und g in seitliche Berührung traten, ist die Trachee s ausgekeilt und dadurch der Tracheenstrang ε, s, f, g, d in zwei Stränge f, g, d und ε zerfallen. Nach erfolgter Anlagerung von h und l an f und g war dann der Strang d, f, g, h, l gebildet.

Zusammenfassung der Einzeluntersuchung. An Hand der Einzeluntersuchung stellten wir fest, daß in einem Tracheenzug d, f, g, h, l Tracheen vereinigt sind, die nur 250 μ tiefer unten drei verschiedenen im Bündel weit voneinander entfernten Strängen angehören. Da diese Verbindungen in gleicher Weise zwischen allen Tracheensträngen des Bündels bestehen, so ist ersichtlich, in wie bedeutendem Maße sie alle Tracheen eines Bündels durchmischen und das System von Tracheensträngen zu einem einheitlichen Ganzen machen. Die Strangbrücken treten hinter den echten Strangverbindungen bei *Pimpinella* sehr zurück (vgl. das bei *Polemonium* über den Bau des Bündels Gesagte).

Es zeigt also die vorliegende Untersuchung die Berechtigung unserer Begriffe Strangverbindung und Strangbrücke, und es ist in dieser Darlegung zum ersten Male exakt gezeigt, in wie enger Verbindung die Tracheenstränge eines Leitbündels miteinander stehen, wenn sie auch auf Querschnitten weit von einander entfernt und völlig isoliert erscheinen.

Die Reduktion der Bündel: Die Reduktion der Bündel bietet nichts besonderes und vollzieht sich in der vielfach beobachteten Weise. Der Bau der Bündel ist im Verlauf des Stiels und der Spindel sowie in den Hauptnerven der Blättchen im ganzen der gleiche. An die Innenseite des Tracheenteils grenzt schwach kollenchymatisches Parenchym, während der Siebteil durch eine starke, 4—5 Zellagen umfassende Kollenchymrinne nach außen hin geschützt ist. Vom Bau des Tracheenteils war oben die Rede. Im Siebteil erscheinen die Siebröhren auf Querschnittsbildern in ähnlicher Weise einzeln oder in unregelmäßigen Gruppen angeordnet, wie die Tracheen. Zwischen das Kollenchym der Siebteilseite und dem dicht unter der Epidermis dem Bündel parallel ziehenden Kollenchymstrang ist ein Sekretgang in das Parenchym eingeschaltet. Ein gleicher findet sich, wenigstens bei größeren Bündeln innerhalb des Siebteils (vgl. Karl Müller, 1888, S. 20). Die Reduktion der Bündel geht derart vor sich, daß zunächst ohne prinzipielle Aenderungen alle besprochenen Teile in gleicher Weise vermindert werden. Völlig geschwunden ist dann schon relativ früh der kollenchymatische Belag des Tracheenteils, ebenso der erwähnte Siebteilständige Sekretgang. Bis in die meisten Zweige des Bündelnetzes sind von den eigentlichen Leitungsbahnen innerhalb der nie schwindenden geschlossenen Parenchymscheide noch mindestens 1—2 Tracheiden, eine Uebergangszelle und zuweilen noch eine weitere englumige parenchymatische Zelle vorhanden. Die letzten Endigungen enthalten oft nur eine einzige Tracheide, zuweilen schräg abgeschnitten, zuweilen erweitert, zuweilen durch eine endständige Speichertracheide oder Gabelung vergrößert. Ueber solche Endigungen legt sich die Parenchymscheide kappenartig herüber; eine Fortsetzung inhaltsloser Parenchymscheiden, oder gar eine Anastomosenbildung solcher konnte ich nicht feststellen.

Entwicklungsgeschichte des Bündelsystems. Die bisher angegebenen Verhältnisse hinsichtlich des Bündelsystems gelten nur für erwachsene Blätter. In jüngeren Stadien zeigt das Leitungssystem der Blätter einen wesentlich einfacheren Bau, der erst eine Reihe verschiedener Stufen durchläuft, bis er die geschilderte Komplikation annimmt.

Bei der Untersuchung zeigt sich, daß die Blattspurbündel nicht gleichaltrig sind, daß vielmehr bei der Weiterbildung des anfangs bündellosen Primordialblattes, das junge Blatt zunächst in seinem Grund ein einziges Bündel enthält, welches an das Bündelrohr der Achse Anschluß hat. Die Blätter von *Pimpinella peregrina* haben basifugale Entwicklung (Eichler 1876, S. 18). Nach Prantl (1883) wären sie zum eocladen Typus zu stellen. Das junge, 0,3 cm lange Blatt zeigt auf diesem Stadium der Entwicklung noch keine Stiel- bezw. Spindelinternodien, sondern ist nur in einen breiten Blattgrund, die spätere Blattscheide, und ein davon wenig abgesetztes Oberblatt geteilt, an dem schon Einschnitte die späteren Blättchen erkennen lassen. Ein zartes Bündel durchzieht als Mittelbündel dieses junge Blatt bis zu seiner Spitze und zeigt, wenigstens bei etwas weiter vorgeschrittenen Blättern mehrere, etwa 3—4 Tracheen und eine fiederförmige Verzweigung, indem einzelne Tracheen den äußersten Spitzen (späteren äußersten Spitzen der Blättchen) zustreben.

Ein älteres Stadium zeigt im Blattgrund, neben dem nun stärkeren Mittelbündel schon je ein Seitenbündel. Diese ziehen dem Mittelbündel parallel bis zum ersten Seitenast desselben, an den sie sich entweder ganz oder aber nur zum Teil anlegen, während dann ein anderer Teil bis zum zweiten Seitenast des Mittelbündels durchzieht und sich an diesen anlegt. In diesem Stadium empfängt der unterste Lappen, das spätere Blättchen des untersten Paares, also Tracheen verschiedenen Ursprungs. Diese strahlen nicht von der Blättchenbasis, d. h. also auf diesem Entwicklungsstadium von der Vereinigungsstelle des Seitenbündels und des Mittelbündel-Seitenzweiges divergierend auseinander, sondern sind über eine lange Strecke innerhalb eines Bündels vereintläufig. Die Nervatur der Blättchen ist also typisch fiederig zum Unterschied vom erwachsenen Blatt, wo wir handförmige Nervatur der Blättchen feststellten.

In älteren Stadien, Blättern von 0,8 und 1,4 cm Länge, die schon eine deutliche Gliederung in Scheide, kurze Stiel- und Internodienteile und Blättchen zeigen, sind hinsichtlich des Bündelsystems die Veränderungen wesentlich auf die Vermehrung der Blattspurbündel auf 5 bezw. 7 beschränkt. Bis zum 3. oder 4. Fiederpaar von unten zeigt sich jetzt das innerste der Leitbündel beteiligt, bis zum ersten bezw. zweiten das nächste, bis zum untersten das äußerste. Immer jedoch ist die Nervatur

des Blättchens dadurch gekennzeichnet, daß alle eintretenden Leitungsbahnen vereintläufig sind, solange bis es innerhalb der Spreite zur Abspaltung von subordinierten Seitenbündeln kommt. Die Nervatur ist also stets noch rein fiederig. Allerdings zeichnen sich schon im letzten Stadium bei 1,4 cm Blattlänge die untersten Seitenbündel durch ihre Größe aus und treten gleich bei Beginn der Spreite aus dem Verband heraus; es ist das der allmähliche Uebergang zu der Ausbildung des Bündelnetzes, wie es in erwachsenen Blättchen vorliegt.

Blätter von 2,2 cm Länge zeigen dann im Blattgrund schon die Maximalzahl von 9 Bündeln, und zum ersten Mal erscheint bei ihnen die obere Querverbindung innerhalb des Knotens, die die Ringverbindung schließt. Die Scheide und der Blattstiel sind schon zu 1 cm Länge entwickelt. Die Blättchen auch des untersten Paares sind noch sitzend, und Hand in Hand damit sind ihre Leitungsbahnen noch von Grund auf vereintläufig. Die Ablösung der untersten Bündel erster Ordnung, die die aus den Seitenbündeln stammenden Tracheen enthalten, findet immer tiefer in der Blättchenbasis statt.

Bei erwachsenen sitzenden Blättchen, zumal also den oberen Paaren ist dann die Vereintläufigkeit der Bündel nur noch zum Teil erhalten (vgl. das Schema des oberen Knotens Fig. 13). Bündel 3 a, 4 a und 3 a′ sind noch eine Zeit lang vereintläufig, außerdem aber ist eine Verbindung aller Spindelbündel auf der Höhe der Abzweigungen innerhalb des Knotens ausgebildet: Der Verbindungsring. Die Flankenbündel sind also nicht mehr in so innigem Verband mit den übrigen Tracheen der Blättchenspur, wie es noch bei jüngeren Blättchen der Fall war, und auch die Vereintläufigkeit der Bündel 3 a, 4 a und 3 a′ ist auf die kurze Strecke von 110 μ beschränkt. Schon fast innerhalb der Spindel kommt die Trennung auch dieser Bändel zustande, sodaß die Nervatur handförmig genannt werden kann. Bei den gestielten Blättchen ist dann jede Vereintläufigkeit der Tracheen verschiedenen Ursprungs geschwunden. Der Zusammenhang zwischen ihnen ist jetzt durch die Ringverbindung im Spindelknoten und die Verbindung in der Blättchenbasis hergestellt. Aus dem Gesagten geht hervor, wie das Leitungssystem in verschiedenen Entwicklungsstadien des Blattes durchaus verschiedenartig aufgebaut sein kann und wie das des völlig erwachsenen Blattes durch Umgestaltung aus dem abweichend gebauten der jüngeren Stadien sich entwickelt.

Das Mesophyll. Die Dicke der Blätter beträgt im Mittel 0,17 mm. Ober- und unterseitige Epidermis sind von fast gleicher Höhe und schließen zwischen sich das bifaziale Mesophyll ein. In vertikaler Richtung nehmen die Pallisadenzellen desselben, die stets nur in einer Schicht vorhanden sind, etwa ein Drittel des Mesophylls, im Mittelwert 0,05 mm ein. Oberhalb stärkerer Leitbündel sind die Pallisadenzellen durch chlorophyllarmes, oder völlig farbloses Parenchym ersetzt. In 3—4 Zellagen Dicke auftretend, ist dieses Parenchym in der Richtung des Bündelverlaufes gestreckt und zieht sich zwischen dem Bündel und den an solchen Stellen in gleicher Richtung gestreckten Epidermiszellen hin. Unterhalb der Pallisadenzellschicht liegt in Stärke von 5—7 Zellagen aus fast kugligen Zellen bestehendes Schwammparenchym. Ringsum lückenlos eingeschlossen sind in diesem Teil des Mesophylls nur die an seiner oberen Grenze gegen das Pallisadenparenchym gelegenen Leitbündel und die wenigstens bei stärkeren Bündeln nie fehlenden Sekretgänge, die sich zwischen die Bündel und die unterseitige Epidermis einschieben. An solchen Stellen des Blattes haben wir weder Pallisadenparenym noch mehr als höchstens 1—2 Schichten kleinzelligen, meist dicht zusammenschließenden Schwammparenchyms, ein Umstand, der schon makroskopisch durch fast völlige Farblosigkeit der Nervenbahnen kenntlich wird. Durch diese Nerven kommt eine Kammerung der Blättchenspreite zustande. Sie zerfällt in eine Anzahl von Maschen, deren Interzellularräume untereinander in Verbindung stehen, aber völlig oder nahezu völlig von denen der Nachbarmaschen getrennt sind.

Zahlenmäßig festgestellt wurde noch das Verhältnis der Pallisadenzellen zur Lage des betreffenden Blattstückes. Die Beobachtungen wurden gemacht in denselben oben für die Verschiedenheit des Bündelnetzes gekennzeichneten Gebieten, α, β und γ. Sie ergaben als Zahlen für die Menge der Pallisadenzellen pro Flächeneinheit

im Endblättchen bei	α	730,3
	β	711
	γ	741,5

in einem Blättchen des untersten Paares bei α 740
β 721
γ 704,5

Die Zahlen zeigen also für alle Gebiete eine erhebliche Uebereinstimmung und lassen kein gesetzmäßiges Verhalten, etwa eine Beziehung zur Leitbündellänge erkennen. Gebiet γ hat bei geringst entwickeltem Bündelnetz einmal die größte Zahl der Pallisadenzellen aufzuweisen.

Physiologische Untersuchungen.

Saugversuche. Entsprechend den erörterten Verschiedenheiten des Bündelverlaufes waren die Ergebnisse der physiologischen Untersuchungen nicht in allen Fällen die gleichen. Alle aber lassen sich unter Berücksichtigung der vorkommenden Abweichungen hinsichtlich der Bündelzahl, der Bündelverminderung innerhalb der Knoten u. s. w. leicht dem Schema, das in Fig. 12 wiedergegeben ist, einordnen. Wir besprechen die Versuchsergebnisse an Hand dieser Figur. In das Blatt treten in dem dargestellten Falle 9 Bündel ein. Es ist die größte Zahl, die ich für *Pimpinella* beobachtete. Es ergab sich, daß das Mittelbündel 5 an den Verzweigungen und an der Bildung der Ringverbindung im untersten Knoten unbeteiligt ist. Die beiden höheren Knoten sind analog den in den Schemata wiedergegebenen Knotenstellen gebaut, ebenso die Basis des Endblättchens. Die Fig. 12 läßt die einzelnen Gebiete, die den Blattspurbündeln innerhalb der Blattspreite zukommen, erkennen. Oeffnung des Bündels 1, des linken Eckbündels der Rinne hat Rötung des mit Kreuzen bezeichneten Spreitenteils im linken unteren Blättchen zur Folge, also dem unteren Randgebiet des linken untersten Blättchens. Bei Oeffnung des Bündels 9 färbt sich das entsprechende Gebiet des rechten Blättchens. Wird Bündel 2 der Farblösung geöffnet, so tritt Rötung in 2 Blättchen auf und zwar in den punktierten Gebieten, also dem oberen Randgebiet des untersten Blättchens und dem größeren unteren Randgebiet des nächst höheren Blättchens. Beide Spreitenteile gehören zwar verschiedenen Blättchen an, sind aber nicht durch Gebiete anderer Bündel getrennt, wie wir es für die Versorgungsgebiete der übrigen Blattspurbündel sehen werden. Für Bündel 8 gilt das Analoge wie für Bündel 2. Die Versorgungsgebiete des Bündels 3 umfassen getrennte Gebiete. Bei entsprechendem Versuch tritt eine Rötung in 3 Blättchen auf und zwar im untersten Blättchen mit Ausnahme der zu 1 und 2 gehörigen Gebiete und dem in der Figur schwarzen Spitzenteil des Blättchens, der zu Bündel 4 gehört. Das übrige Gebiet dieses Blättchens, in der Figur weit vertical schraffiert, gehört zu Bündel 3. Gleiche Schraffur zeigen die in den beiden höheren Blättchen der gleichen Seite zu Bündel 3 gehörigen Gebiete. Ihre Lage ist völlig analog zur Lage der Bündel 2 zugehörigen Gebiete in den beiden unteren Blättchen. Das für Bündel 3 Gesagte gilt auf der rechten Seite analog für Bündel 7. Wir kommen zu Bündel 4 bezw. zu Bündel 6. Es röten sich bei Oeffnung dieser Bündel die in der Figur geschwärzten bezw. weiß gelassenen Blattgebiete. Man sieht, daß diese Bündel an allen Blättchen der betreffenden Seite und am Endblättchen beteiligt sind. Die Bündelgebiete zerfallen in drei durch andere Bündelgebiete getrennte Spreitenteile: 1. Die Spitze des untersten Fiederpaares; 2. einen Spreitenteil des zweiten Blättchenpaares, der begrenzt ist einerseits von den zu den Bündeln 2 und 3 gehörigen Randzonen (s. oben) und andererseits von dem zum Mittelbündel gehörigen Spreitenteil der Blättchenspitze. Endlich gehört 3. zum Gebiet des Bündels 4 ein Spreitenteil des dritten Blättchens und eine von diesem nicht durch andere Bündelgebiete getrennte Zone am linken unteren Rande des Endblättchens. Das Analoge gilt rechts für Bündel 6. Es bleiben uns noch die in der Figur eng horizontal schraffierten Spreitenteile zu berücksichtigen, die bei Oeffnung des Mittelbündels gerötet werden. Während die bisher besprochenen Bündel stets nur an einer Blattseite beteiligt waren, und wir bei ihnen z. T. zwei oder drei getrennte Versorgungsgebiete feststellen konnten, versorgen die Tracheen des Mittelbündels fünf getrennte Spreitenteile, die auf beide Blattseiten entfallen. Die dem Mittelbündel zugeordneten Blattgebiete nehmen die Spitzen der beiden oberen Fiederpaare und des Endblättchens ein und zwar so, daß das Gebiet im unteren Blättchenpaar klein ist, im Endblättchen fast das ganze Blättchengebiet umfaßt. Die Verteilung der Bündelgebiete ist innerhalb des einzelnen Blättchens asymmetrisch wie die Blättchenform, innerhalb des symmetrischen Gesamtblattes ebenfalls symmetrisch. In den Blättchen sind die Bündelgebiete so angeordnet, daß sie nicht von der

Blättchenbasis ausstrahlen wie bei *Vicia*, sondern daß man von der Blättchenbasis aus das Gebiet der anderen Bündel erst passieren muß, um zum Gebiet des mittleren Bündels zu gelangen. Das Blättchen-Mittelbündel durchzieht also in seinem unteren Teil ohne Abgabe von Seitenbündeln die Spreite, und die Blattgebiete rechts und links desselben werden bis unmittelbar an das Bündel heran von Auszweigungen der Nachbarbündel versorgt (vgl. das bei der Zusammenfassung der physiologischen Untersuchungen Gesagte).

Druckversuche. Oeffnung eines Bündels hat Färbung des gesamten Blattes zur Folge. Wenn beispielsweise in dem Fall der durch Fig. 12 dargestellt ist, das Mittelbündel 5 für die Farblösung geöffnet ist, so färben sich nicht nur die Blättchen der oberen Paare, sondern auch die des untersten Paares. Wenn das Mittelbündel an der Bildung des Verbindungsringes nicht beteiligt ist wie in unserem Falle, so sieht man die Rötung des untersten Blättchenpaares etwas später erfolgen als die der oberen Blättchen. Die Farblösung gelangt vom zweiten Knoten aus absteigend in die Bündel, die das untere Blättchenpaar versorgen. Wenn bei dem gleichen Versuch die Spreite von der Mitte des untersten Internodiums (B) ab entfernt und die Wunde dicht verschlossen war, so unterblieb notwendig die Rötung. Wenn die Farbe in ein Eckbündel beispielsweise 9 eingepreßt wurde, trat Rötung der ganzen Spreite ein, auch dann, wenn das rechte untere Blättchen entfernt war. Die Verbindungen innerhalb des Ringes im unteren Knoten waren in diesem Falle die einzigen Bahnen, durch die die Farbe in die anderen Bündel eintreten konnte. Wenn es gelang, innerhalb des Stielchens des untersten Blättchens alle Bündel unterhalb der Verbindungen zu durchschneiden, etwa bei A im Schema Fig. 14 und nur die Bündel 1 a und 1 a′ unverletzt zu lassen, so erfolgte bei Einpressung der Farblösung in Bündel 1 eine Rötung des ganzen Blättchens. Die Färbung kam aber langsam zustande, und man konnte ihre Ausbreitung von dem mit Kreuzen bezeichneten Blattgebiet des Bündels 1 aus verfolgen. Das Bündelnetz der Spreite ermöglichte in diesem Falle den Farbdurchtritt. Eine besonders starke Wirksamkeit der Bündelverbindungen in den Zonen zwischen A und B in Fig. 12, in die die Farblösung von Bündel 3 a absteigend gelangen konnte, war nicht zu bemerken. Wenn ein zweiter Einschnitt (bei B) die Wirksamkeit dieser Verbindungen völlig unmöglich machte, so erfolgte die Rötung des ganzen Spreitengebietes nicht merklich langsamer. In mehreren Fällen kam es zu einem Welken der Spreite, bevor deutliche Rötung eingetreten war. Die Dauer der Versuche mußte eben sehr lange ausgedehnt werden (24—30 Stunden).

Versuche der Reihe 2 a bei verhinderter Transpiration hatten Farbaustritt aus den Wasserspaltenapparaten der Blattzähne zur Folge. Es erfolgte dieser Farbaustritt an allen Zähnchen, doch zeigte es sich, daß er beispielsweise bei Einpressung in das Mittelbündel 5 am schnellsten an den Blattspitzen der oberen Fiederpaare erfolgte, also an den Spreitenteilen, die zu dem Versorgungsgebiet des Mittelbündels gehören. Unter diesen Stellen trat wiederum in der Regel die Farbauspressung am Endblättchen zuerst auf.

7. Typus Agrimonia odorata.

Kurze Charakteristik des Typus: Blattspur dreibündelig. Bündelverzweigung und Vereintläufigkeit im Internodium. Bündelverzweigung auch in den Knoten. Blättchenspur einbündelig. Abspaltung des Blättchenspurbündels an der Flanke der Spindel-Bündelrinne.

Zur vergleichenden Untersuchung gelangten *Rosa alpina, Filipendula ulmaria, Potentilla rupestris, Sanquisorba officinalis, Sorbus aucuparia.* Die Verhältnisse sind bei den erstgenannten krautigen Pflanzen im Wesentlichen übereinstimmend, bei *Sorbus* ist der Typus vereinfacht; die drei im Blattgrund noch getrennten Einzelbündel sind weiter oben zu einem Rinnenbündel vereinigt, so daß dadurch die von Petit (1887) aufgestellte Charakteristik der Bündelsysteme innerhalb der Blattstiele von Holzgewächsen im Gegensatz zu denen der Kräuter, auch in diesem Falle sich als zutreffend erwies.

Anatomische Untersuchungen.

Aeußere Morphologie des Blattes. Das Blatt von *Agrimonia odorata* ist als unpaarig und unterbrochen gefiedert zu bezeichnen. Die Zahl der Blättchen ist meist 11—15, doch kommen auch größere und geringere Zahlen vor. Zwischen je zwei Blättchenpaare schieben sich 1—2 Paar kleinere Blättchen ein, die den Charakter der unterbrochenen Fiederung bedingen; auch unterhalb des ersten Paares finden sich solche Blättchen. Die Blättchen selbst sind kurz gestielt. Die oberen meist nahezu sitzend. Basal sind sie fast unmerklich gefördert; ihre Nervatur ist fiederig.

Anschluß des Blattes an die Achse. Die Achse enthält ein Leitbündelrohr, in dem die primären Leitbündel mehr oder weniger deutlich als solche zu erkennen sind, je nachdem sie tiefer oder weniger tief in das Mark vordringen. Der Anschluß der Blattspurbündel an die Achse wird dadurch vollzogen, daß auf fast gleicher Höhe die 3 Blattspurbündel sich aus dem Verband des Achsenbündelrohres loslösen. Erst später nimmt oberhalb des Mittelbündels das Bündelrohr des Achselsprosses seinen Ursprung dadurch, daß das wieder völlig geschlossene Achsenbündelrohr eine Einschnürung erleidet, die es in zwei Rohre teilt: Das größere in der Achse verbleibende und das kleinere des Achselsprosses. Zum Unterschied von anderen Rosaceen, z. B. Alchemilla (nach de Candolle 1888, S. 308) findet also die Auszweigung des Blattspur-Mittelbündels getrennt von der des Achselsproß-Bündelrohres unterhalb desselben statt. Die drei Blattspurbündel sind von Anfang an Zylinderbündel.

Bündelverlauf im Blattgrund. In den Blattgrund treten die 3 Blattspurbündel A, B, C ein, von denen Zweige der beiden seitlichen m und n die großen, tief gespaltenen Nebenblätter versorgen; außerdem spalten die Seitenbündel A und C einen Teil ab, der als Flankenbündel d bezw. e in Blattstiel eintritt, während der Hauptteil das Zwischenbündel a bezw. c beiderseits zwischen Mittel- und Flankenbündel bildet. Der Blattgrund enthält bei *Agrimonia* die von Petit (1881, S. 268) allgemein für Rosaceen festgestellten Bündelverbindungen, die aus dem Verbindungspaar vv bestehen, von den Zwischenbündeln a und c zum Mittelbündel B hin aufsteigend. Oberhalb dieser Stelle, also an der Basis des Blattstiels sind somit 5, in lockerer Rinne angeordnete Bündel d, a, B, c, e vorhanden, von denen d und a, c und e einheitlich und zu je zweien gleichen Ursprungs sind, während das Mittelbündel B in seinen Flankenteilen aus Teilen der Bündel A und C, in seiner Mitte aus der Gesamtheit des Bündels B besteht.

Bündelverlauf im Blattstiel. Die grundständigen Blätter von *Agrimonia* sind ziemlich lang gestielt, die Blätter der Blütenstandsachse haben mehr und mehr verkürzten Blattstiel. In allen Fällen ist die Zahl der Bündel die gleiche und Bündelverbindungen kommen auf der ganzen Strecke des Blattstiels nicht vor. Ebensowenig findet sich Bündelspaltung, sodaß wir bei Beginn der Spindel die genannten Verhältnisse unverändert wieder finden.

Bündelverlauf in der Spindel. (Vgl. Schema Fig. 15). Das Schema der Fig. 15 gibt den Bündelverlauf innerhalb der ganzen Spindel wieder. Es ist im Vergleich mit den natürlichen Größenverhältnissen stark verkürzt. Zwischen die Verbindungen vv und die Abzweigungsstellen von d und e ist der lange Blattstiel einzuschalten, in dem das Bündelsystem, ja, wie wir sahen, unverändert bleibt. Die mit kleinen Buchstaben versehenen austretenden Bündel versorgen die Zwischenblättchen, die mit großen Buchstaben bezeichneten treten in die Blättchen aus.

Die Eckbündel d und e übernehmen, wie das Schema zeigt, zunächst die Versorgung der untersten Blattspreitenteile also der kleinen Blättchen, die dem ersten Fiederpaar voraufgehen, indem sie einen peripher gelegenen Teil d_n bezw. e_n ihrer Leitelemente abspalten und in das Blättchen ausbiegen. Die inneren Bündel a, B, c zeigen keinerlei Spaltung. Erst kurz unterhalb des ersten großen Fiederpaares zeigt sich das Gesetz, das nun weiterhin stets die Bündelabzweigung beherrscht. Die zweitäußersten Bündel, also in diesem Falle a und c, spalten einen kleinen Teil (w) von ihrer äußeren Flanke ab und lassen ihn zur Vereinigung mit dem äußersten Bündel d bezw. e gelangen. Es legt sich dieser Ast an die innere Flanke des Eckbündels an. Ueber eine längere Strecke bleiben die Verhältnisse jetzt in diesem Zustande. Alsdann erfolgt die Abspaltung des Blättchenspurbündels: Das Randbündel d bezw. e gibt seinen, an der äußeren Flanke gelegenen Teil in die Spreite ab (D_n bezw. E_n). Auf das erste Blättchenpaar folgen dann die Zwischenfieder, die von dem äußersten Bündel allein durch Flankenabspaltung versorgt werden (d_3, d_4), erst gleich unterhalb des zweiten Fiederpaares wiederholt sich die Abgliederung eines Astes w, von a bezw. c an die Randbündel d und e. Da die von den Zwischenbündeln a und b empfangenen Bündeläste w an Umfang kaum die Verluste an die Blättchenspuren decken können und zudem die Zwischenfieder versorgt werden müssen, sind bald alle Tracheen der Eckbündel d und e erschöpft. Oberhalb des zweiten Fiederpaares dienen sie meist nur noch dazu, die Zwischenfieder d_5 und d_6 bis zum dritten Fiederpaare zu versorgen, was in gleicher Weise, wie unten beschrieben ist, geschieht. Dann sind sie erschöpft, und von dieser Stelle zeigt der Spindelquerschnitt nur noch die 3 Bündel a, B und c.

Nun übernehmen die Bündel a und c genau die Rollen der früheren Flankenbündel. Das Mittelbündel übernimmt die Stelle der Zwischenbündel; daraus ergibt sich für die Vorgänge der Bündelvereinigungen und Verbindungen hinsichtlich des 3. Fiederpaares das Folgende: Eine kurze Strecke unterhalb der Insertionsstelle dieses Blättchenpaares gibt das Mittelbündel B je einen Ast w_3 an a und c ab, der sich an die inneren Flanken dieser Bündel anlagert. Von der Außenflanke der Bündel a und c wird dann die Blättchenspur A_1 bezw. E_1 abgezweigt. Die Zwischenblättchen werden von jetzt ab von den Bündeln a und c versorgt. Meist aber wird nicht die Spur jedes Zwischenblättchens einzeln vom Bündel a und c abgespalten, sondern es wird ein Bündel α abgegliedert, von dem die Spuren aller Zwischenfieder zwischen zwei Fiederpaaren abgezweigt werden, bis der Rest, falls ein solcher bleibt, sich dann mit dem austretenden Blättchenspurbündel vereinigt. Er legt sich an die basale Seite des letzteren an.

Unverändert bleiben die Verhältnisse weiterhin die gleichen, bis unterhalb des letzten Paares Dreispaltung des Mittelbündels eintritt, und die letzten Reste der Bündel a und c sich an die Seitenzweige des Mittelbündels B anlegen und so an den Blättchenspuren des letzten Fiederpaares teilnehmen. Aus ihrer apicalen Seite gliedern diese Blättchenspuren dann je ein kleines Bündelchen ab, das sich zur Spur des Endblättchens zurückwendet.

Zusammenfassung der Einzeluntersuchungen des Bündelverlaufs in der Spindel. Die Ergebnisse unserer Einzeluntersuchungen seien kurz zusammengefaßt: Eine Strecke weit unterhalb jedes Knotens kommt es zur Abspaltung eines Flankenteils des zweitäußersten Bündels und zur Vereinigung dieses Bündelastes mit dem äußersten Bündel. Es folgt alsdann eine Zone der Vereintläufigkeit dieser Bündel und dann im Knoten eine Abgabe des Flankenteils der Eckbündel als Blättchenspur. Die Zwischenblättchen werden von den Eckbündeln versorgt, ohne daß die beschriebene Verbindung mit dem nächstinneren Bündel voraufgegangen wäre.

Bündelverlauf in der Blättchenspreite. Die Blättchenspur ist, wie wir sahen, einbündelig. Das Bündel durchzieht das kurze Stielchen und verläuft dann gerade bis zur Blättchenspitze durch. Die Nervatur ist streng fiederig. Die Bündel der Seitennerven erster Ordnung werden von den Flanken des Mittelnervbündels abgegeben und ziehen in die Blättchenzähne oder bis vor die durch die Zähne gebildeten Einkerbungen, wo sie sich dann teilen und in jede der beiden benachbarten Zahnspitzen eintreten.

Vergleiche des Bündelsystems im Fiederblatt von *Agrimonia* mit dem Bündelsystem bei *Sorbus aucuparia*. Unter den vergleichsweise untersuchten Rosaceen befand sich auch *Sorbus*, dessen Blattspindel ebenfalls genauer an Handschnitten untersucht wurde, um innerhalb einer Familie eine krautige Pflanze mit einem Holzgewächs in Bezug auf den Bau der Leitungsbahnen innerhalb der Blattspindel verfolgen zu können. Auf Einzelheiten soll dabei nicht eingegangen werden, sondern nur ein Vergleich zwischen beiden Bündelsystemen gezogen werden. In Uebereinstimmung sind die Verhältnisse im Blattgrund: Wir haben in beiden Fällen anfangs 3, dann 5 getrennte Zylinderbündel. Die Seitenbündel A und C können aber auch bei *Sorbus* gleich in 2 Teilen entstehen, sodaß die Blattspur 5-bündelig ist. Die für *Agrimonia* angegebene Bündelverbindung vv ist bei *Sorbus* nicht besonders ausgebildet, denn es kommt hier auf der Höhe, die jener Verbindung entspricht, also dicht oberhalb des Blattgrundes zur Vereinigung der Bündel d mit a und c mit e und endlich zur Vereinigung der so gebildeten 3 Bündel zu einem einzigen Rinnenbündel. Hinsichtlich der Abspaltung der Blättchenspur ist nun bei *Sorbus* eine interessante Verschiedenheit von den Verhältnissen, wie sie bei *Agrimonia* liegen, zu verzeichnen. Es ist wohl anzunehmen, daß sich auch unter krautigen Rosaceen bei getrennten Zylinderbündeln innerhalb der Spindel analoge Verhältnisse finden lassen. Bei den untersuchten Spezies liegen sie jedenfalls nicht vor. Zunächst wird bald oberhalb einer Knotenstelle ein kleines Flankenstück der Rinne als selbständiges Bündelchen losgelöst und in dem folgenden Blättchenpaar in die geförderte Basalhälfte der Spreite abgegeben. Wichtiger aber ist dann, daß das Hauptbündel der Blättchenspur, das bei *Agrimonia* immer ein äußerer Flankenteil des Eckbündels der Rinne war, nun hier bei *Sorbus* nicht von der Flanke des Rinnenbündels abgegeben wird, sondern von der Stelle, an der die Tracheenteile der anfangs getrennt gewesenen Einzelbündel c und e bezw. a und d aneinander stoßen, sodaß das ausbiegende Bündel Tracheen der Bündel a bezw. c empfangen muß, während noch Teile der Bündel d bezw. e in der Spindel verbleiben. Es werden also im Gegensatz zu *Agrimonia* Teile der inneren Bündel abgespalten, ehe die Tracheen der äußeren Bündel völlig erschöpft sind. Wir haben somit Durchkreuzung der Tracheenstränge festzustellen. Die Hoffnung, diese Beziehungen durch physiologische Versuche bestätigen zu können, verwirklichte sich nicht. Die auch

bei *Agrimonia* so stark ausgebildeten Strangverbindungen sind jedenfalls die Ursache für diese Tatsache. (vgl. das bei den physiologischen Untersuchungen Gesagte).

Physiologische Versuche.

Saugversuche. Die Versuche wurden bei *Agrimonia* in besonders großer Anzahl wiederholt und führten stets zu dem gleichen Ergebnis. Die Oeffnung eines Blattspurbündels für die Eosinlösung hatte Rötung aller der Blättchen zur Folge, an deren Versorgung das betreffende Bündel beteiligt ist; und zwar trat alsdann in jedem Falle eine gleichmäßige Rötung der ganzen Blättchenspreite ein. Die Versuche wurden mit abgeschnittenen Blättern derart ausgeführt, daß die Einschnitte, durch die die Eosinlösung Zutritt zu den Leitungsbahnen finden konnte, oberhalb der Verbindungen vv an der Basis des Blattstieles angebracht wurden. Ist dann beispielsweise das Bündel e angeschnitten (vgl. Schema Fig. 15), so röten sich die Zwischenfieder e_1, e_2, e_3 bis e_6 und die Blättchen E_1 und E_2. Wenn aber Bündel c angeschnitten ist, etwa auf der Höhe von e_1 und das Eckbündel e unverletzt ist, so röten sich, von den Verhältnissen oberhalb des Fiederpaares C_1, A_1 abgesehen, die Blättchen E_1 und E_2 und die Zwischenfieder e_3, e_4, e_5 und e_6. Es sind das die gleichen Blättchen, die sich auch bei Oeffnung des Bündels e färbten, und die Färbung ist ebenso gleichmäßig über die Blättchenspreite verteilt, wie in jenem Falle; allerdings erscheint sie innerhalb E_2, e_5 und e_6 intensiver als bei möglichst gleichartig angestelltem Parallelversuch, bei dem Bündel e durchtrennt war. Unterhalb der Bündelverbindungen w tritt eine Färbung stets nur bei Oeffnung der Flankenbündel d bezw. e auf. Unterhalb der Verbindungen w_3 stets nur bei Oeffnung eines der beiden Seitenbündel e oder c, bezw. d oder a. Die Bereiche überhaupt merklicher Färbung erstrecken sich für das Eckbündel e von e_1 bis e_6 einschließlich, für Bündel c von E_1 bis B_3 einschließlich, für das Mittelbündel auf die Blättchen von A_2 und C_2 bis zum Spindelende. Die Gebiete starker Färbung umfassen für Bündel e die Spreitenteile e_1 bis e_3 einschließlich, für Bündel c von e_4 bis C_1 einschließlich, für das Mittelbündel von A_2 bezw. C_2 bis zu Ende.

Einschnitt eines Bündels bis zur Mitte hat weiter oberhalb schwächere Rötung des ganzen Bündels zur Folge. Oeffnung eines der Bündel A und C hat infolge des Vorhandenseins der Verbindungen vv auch eine teilweise Rötung des Mittelbündels zur Folge. Im untersten Teil erscheint das Mittelbündel an der dem geöffneten Seitenbündel zugewandten Flanke stärker gerötet. Am Ende des Blattstiels ist die Rötung nicht mehr zu bemerken, jedenfalls ist der betreffende Flankenteil des Mittelbündels nicht stärker gefärbt, als die übrigen Tracheen des Bündels. Die Oeffnung eines Bündels hat also stets die Färbung eines zusammenhängenden nicht von ungefärbten Spreitenteilen unterbrochenen Blattgebietes zur Folge. Manche Spreitenteile werden nur von einem Bündel, manche dagegen von 2 Bündeln aus bei Durchschnitt derselben gerötet. Die Färbung dieser Blattgebiete ist dann stets gleichmäßig. Es färbt sich nicht etwa bei Oeffnung des einen Bündels der eine Teil des betreffenden Blättchens, bei Oeffnung des anderen Bündels der andere, sondern in beiden Fällen das ganze, das eine Mal stärker, das andere Mal schwächer. Im Gegensatz zu den meisten sonst untersuchten Typen kommt es also bei *Agrimonia* nicht zu scharfer Gebietsabgrenzung; die Durchmischung der Zufuhrbahnen verschiedener Herkunft ist so weitgehend durchgeführt, daß deutliche Gebietsverteilung nicht mehr zu beobachten ist.

Druckversuche. Bei Anschnitt eines Blattspurbündels tritt Rötung der ganzen Blattspreite ein. Bei Anordnung der Versuche nach 2 a erfolgt Auspressung der Farblösung durch die Wasserspaltenapparate der Blattzähne und zwar bereits nach sehr kurzer Versuchsdauer, auch bei einem Ueberdruck von nicht mehr als 25 cm Quecksilber. Oeffnung des Bündels C hat auch bei Durchtrennung der Spindelbündel c und e, bei G im Schema Fig. 15 und Verklebung der Schnittstelle Rötung der gesamten Spreite zur Folge. Die Blättchen e_1 und e_2 erscheinen allerdings eher gerötet als die anderen Spreitenteile. Wird die Blattspitze bis zu den Zwischenfiedern e_6, d_6 entfernt, einschließlich der Verbindungen w_3, die Verbindung v linksseitig durchschnitten, und werden beide Schnittwunden dicht verschlossen, so unterbleibt die Rötung der linken Seite, wenn Bündel c oder e der Farbe geöffnet ist. Das Schema läßt erkennen, daß dann in der Tat keine Verbindung zwischen beiden

Blattseiten mehr besteht. Der Zusammenhang der Blattspurbündel ist, wie aus dem Gesagten hervorgeht, weitgehend gesichert; immerhin freilich noch nicht in dem Maße, wie wir es bei *Erodium* oder *Clematis* finden werden. Im Vergleich zu *Vicia* erscheint dagegen die Ausbildung des Bündelsystems vervollkommnet.

8. Typus Erodium ciconium.

Kurze Charakteristik des Typus: Blattspur dreibündelig, Flankenbündel im Stiel und in der Spindel vereintläufig. Bündelverbindungen oberhalb des Blattgrundes und in den Spindelknoten, in Gestalt der Vereintläufigkeit auch in den Internodien. Durchkreuzung der Bündel.

Zur vergleichenden Untersuchung gelangten *Erodium cicutarium*, *E. gruinum*, *E. ciconium*. Bei allen untersuchten Spezies zeigten sich in den Grundlagen des Aufbaues und des Verzweigungsmodus des Leitungssystems keine Verschiedenheiten. Es liegt vielmehr bei den Geraniaceen ähnlich wie bei den Umbelliferen eine weitgehende Uebereinstimmung bei allen Spezies der Familie, soweit sie untersucht sind, vor. Besonders die Größe der Blätter bestimmte mich, *Erodium ciconium* unserem einheimischen *E. cicutarium* vorzuziehen.

Anatomische Untersuchungen.

Aeußere Morphologie des Blattes. Bei *Erodium ciconium* kann man die Blätter als unterbrochen gefiedert bezeichnen; zuweilen, namentlich bei den oberen Fiederpaaren ist die Spindel durch die herablaufende Spreite stark geflügelt, sodaß das Blatt fast fiederspaltig erscheint. Die Fiederung des Blattes ist unpaarig und stets einfach, die Blättchen sind sitzend und in sich asymmetrisch, der Symmetrie des ganzen Blattes untergeordnet. Ihre Zahl ist 5—7 und zwischen je 2 Paaren stehen 2—4 kleine Blättchen, die das Blatt zum unterbrochen-gefiederten machen. Zur Untersuchung gelangten grundständige Blätter, die sich durch die große Länge des Stiels (bis zu 15 cm) auszeichnen. Der Blattgrund trägt zwei große häutige Nebenblätter. Im Querschnitt erscheint er halbmondförmig, doch ist der Blattstiel schon bald nahezu stielrund, ebenso wie die Spindel, die fast in ihrer ganzen Länge geflügelt ist.

Bündelverlauf in Blattstiel und Spindelinternodien. Der Bündelverlauf ist durch einen Wechsel von Zonen ohne jede Bündelverbindungen mit Zonen weitgehender Verbindung und Verzweigung der Leitbündel gekennzeichnet. Als verbindungslose Zonen kommen hier in Betracht der Blattstiel und die Spindelinternodien. Der Blattstiel enthält ein Bündelrohr aus 4 großen kollateralen Zylinderbündeln, einem medianen unteren Bündel 3, einem entgegengesetzten oberen Mittelbündel 1 und zwei seitlichen Bündeln 2 und 4 (vgl. A. Col 1904, S. 128). Zwischen diesen 4 genannten Bündeln liegen die kleineren Bündel a, b, c, d, von denen a und d zuweilen fehlen und dann erst unmittelbar unterhalb des ersten Knotens aus den Bündeln 4 und 2 abgespalten werden. Nicht selten kommt es aber auch vor, daß an ihrer Stelle je zwei Bündel zu beiden Seiten des oberen Mittelbündels 1 liegen, doch ist auch dieser Fall nicht von Bedeutung, da dicht unterhalb des ersten Knotens Vereinigung der beiden Bündelpaare eintritt. Der Endquerschnitt des Blattstiels zeigt also in allen Fällen eine Anordnung der Bündel wie der Endschnitt der Fig. 16, und der Blattstiel enthält in der Regel ein Bündelrohr von 8 abwechselnd großen und kleinen Bündeln, zwischen denen Verbindungen völlig fehlen. Aus dem ersten Knoten treten dann in das erste Spindelinternodium 4 zum Rohr angeordnete Bündel ein; die durch Auszweigung in das untere Blättchenpaar geschwächten Bündel 2 und 4 und die beiden Mittelbündel 1 und 3, von denen nunmehr das obere bei weitem das stärkste ist. Sie durchziehen das Internodium ohne jegliche Verbindungen. Die außer jenen vier Bündeln in das unterste Internodium eintretenden Bündel a′ und d′ (vgl. den Endschnitt des Schemas Fig. 17) die vom oberen Mittelbündel 1 innerhalb des Knotens abgezweigt sind, werden während des Internodiums zur Versorgung der Zwischenblättchen ausgebogen. Das zweite Internodium (vgl. den Endschnitt des Schemas Fig. 18) empfängt neben ähnlichen bald verschwindenden Bündelchen a″ und d″ noch zwei

Hauptbündel und zwar die zwei Mittelbündel 1 und 3. Die gleichen Verhältnisse liegen im dritten Indernodium vor. Stets fehlen Verbindungen zwischen den beiden zueinander entgegengesetzt orientierten Bündeln völlig.

Zonen der Bündelverzweigungen und Verbindungen. Den vorher beschriebenen Stellen parallelen Bündelverlaufs stehen als Orte der Verzweigung und seitlichen Verbindung der Bündel der Blattgrund und die Spindelknoten gegenüber, die deshalb eingehender untersucht werden mußten.

Einzeluntersuchung des Bündelverlaufes im Blattgrund (vgl. Schema Fig. 16). Analoge Verhältnisse stellte Petit für *Geranium rotundifolium* und *Erodium gruinum* fest (1889, S. 289). Bei *Erodium* empfängt der Blattgrund drei große Leitbündel A, B und C, unter denen das Mittelbündel B das stärkste ist. Zu einer genaueren Untersuchung wurden von einer Strecke von 4000 μ Serienschnitte von je 10 μ Dicke hergestellt, in angegebener Weise mit Safranin gefärbt und in ununterbrochener Folge untersucht. Das Schema Fig. 16 gibt die Ergebnisse wieder. Bei $\alpha = 440$ μ beginnt die Verzweigung dadurch, daß das Mittelbündel B zwei relativ kleine Bündel B′ und B″ nach links und rechts abgibt. Weiter oberhalb bei $\beta = 1080$ μ bezw. bei $\gamma = 1340$ μ zweigen die Seitenbündel A und C ebenfalls je einen Ast geringer Größe ab. Es sind das die Bündel, die zur Versorgung der Nebenblätter dienen und bald in diese austreten. Bei $\delta = 1620$ μ und $\varepsilon = 1320$ μ findet von A und C eine erneute Abspaltung eines Bündelteils nach dem Inneren des Blattstiels zu statt; es werden diesmal weit mehr Tracheen abgelöst, und es kommt zu einer vorübergehenden Vereintläufigkeit der Bündelzweige mit den vom Mittelbündel entsandten Teilen B′ und B″; rechts dauert diese Vereintläufigkeit von 1700 bis 1780 μ bei g, links von 2190 bis 2260 μ bei f. Erneute Spaltung tritt nun wieder ein, die vom Mittelbündel abgespaltenen Leitungsbahnen ziehen ohne weitere Verbindung oder Spaltung als Bündel b bezw. c in den Blattstiel hinauf. Die von A bezw. C stammenden Bündel hin gegen erleiden bei $\zeta = 2770$ bezw. $\vartheta = 2760$ μ eine erneute Zweispaltung. Die äußeren der so gebildeten 4 oberen Bündel a und d treten unverändert in den Blattstiel ein, die inneren nähern sich einander mehr und mehr, bis sie bei $\varkappa = 3930$ μ zur Vereinigung gelangen und dadurch das obere Mittelbündel 1 des Blattstiels bilden.

Einzeluntersuchungen des Bündelverlaufs im unteren Knoten. Der unterste Knoten empfängt aus dem Blattstiel das Bündelrohr von 8 Einzelbündeln, dessen Bildungsweise wir kennen lernten. Der Basalschnitt des Schemas Fig. 17 ist also völlig mit dem Endschnitt der Fig. 16 identisch, da auf der ganzen Länge des dazwischen liegenden Stiels, wie wir sahen, keine Verbindung oder Verzweigung der Bündel vorkam. Die Bündelverbindungen der Knotenstelle werden bei $\alpha = 300$ μ damit eingeleitet, daß sich Bündel b mit 4 vereinigt, analog tritt bei $\beta = 590$ μ Bündel c mit 2 zusammen. Die durch den Blattstiel hindurch selbständigen Bündel b und c stellen also eine seitliche Verbindung der Bündel 2 und 4 mit dem Mittelbündel dar. Das Mittelbündel 3 selbst ist an den Bündelverzweigungen dieses untersten Knotens in keiner Weise beteiligt; ohne irgendwelche Bündelzweige abzugeben oder zu empfangen, durchzieht es die Knotenstelle. Anders das obere Mittelbündel 1; es spaltet sich bei $\gamma = 150$ μ in drei Zweige, von denen der mittlere 1 ohne weitere Verbindungen einzugehen, in das nächste Internodium eintritt. Der rechte Ast f vereinigt sich bei $\delta = 450$ μ mit Bündel a, und das so gebildete starke Bündel biegt bei $\varepsilon = 860$ μ bis auf den kleinen Rest a′, der innerhalb des nächsten Internodiums zur Versorgung der herablaufenden Spreite verwandt wird, als oberes Bündel h in den Mittelnerv des rechten Blättchens aus. Bündel 4 spaltet sich bei $\zeta = 500$ μ in zwei annähernd gleich große Bündel, deren eines (4) in der Spindel verbleibt, während das andere das untere Mittelnervbündel i des Blättchens in seiner Hauptsache bildet. Von $\vartheta = 890$ μ ab ist dies Bündel eine Zeit lang bei x vereintläufig mit zwei Bündelchen k und l, die Bündel a bei $\varkappa = 680$ μ abgezweigt hat. K legt sich an die eine, obere Flanke des Bündels i an, l an die untere, und während k dauernd mit dem Bündel i vereint bleibt und so an die obere Flanke des unteren Mittelnervbündels dieses Blättchens gelangt, löst sich l bald wieder los und strebt dem Blattrand zu, es erscheint als ein noch innerhalb der Spindel abgezweigtes Seitenbündel erster Ordnung.

Die linke Seite verhält sich zur rechten keineswegs spiegelbildlich gleich, doch sind immerhin die Unterschiede nicht weitgehend. Zu erwähnen ist der Umstand, daß das obere Mittelnervbündel n hier in zwei Teilen n_1 und n_2 von Bündel d abgespalten wird. Lange Zeit verlaufen diese Teile getrennt parallel über dem unteren Mittelnervbündel m her, bis sie sich schließlich vereinigen (bei λ). Eine Vereintläufigkeit der Bündel g und d, die der für die Bündel f und a der rechten Seite beobachteten analog wäre, ist links nicht vorhanden. Hier ist auch anatomisch zu erkennen, daß die dem Blattrand genäherten Bündel d_1 und d_2 von d abzuleiten sind, rechts stellen die analogen Randbündel l_1 und l_2 die Leitelemente des Bündels l dar, doch ist ihre Herkunft infolge der Bündelverbindung bei x hier rein anatomisch weniger sicher festzustellen. Die Bündelverbindung zwischen g und d ist nur durch einen horizontalen Ast bei $v = 670$ μ erreicht, während wir rechts die lang andauernde Vereintläufigkeit von δ bis ε feststellen konnten. Eine zu x analoge Bündelverbindung findet sich auch links bei p von 840 bis 890 μ zwischen Bündel o und dem unteren Mittelnervbündel vor, jedoch ist die Anlagerung von o nur an einer Flanke des Bündels m erfolgt, und bei der erneuten Spaltung löst sich die Gesamtheit der angelagerten Leitungsbahnen wieder los (vgl. dazu das abweichende Verhalten der rechten Seite). Die nach Ausbildung des oberen Mittelnervbündels in der Spindel verbleibenden Bündelchen a und d treten in das Internodium ein, über ihre weitere Verwendung siehe oben. Schwache Auszweigungen der Bündel f und g versorgen als f′ und g′ die Zwischenfieder unterhalb des ersten Knotens und vertreten die Stelle der Bündel a′ und d′ oder a″ und d″ in den Internodien.

Der zweite Knoten (vgl. Fig. 18). Da es unmöglich war, auf Grund von Analogie, wie etwa bei *Pimpinella* nach den Befunden im untersten Spindelknoten die Verhältnisse in den höheren zu erschließen, so mußten bei *Erodium* auch diese einer gleich eingehenden Untersuchung unterzogen werden. Die zweite Knotenstelle in Höhe von 2770 μ wurde in eine Serie von 227 Schnitten von 10 μ Dicke aufgelöst. Aus der Untersuchung ergab sich das im Schema wiedergegebene Resultat:

kleinere Zwischenfiedern werden von den Seitenzweigen e und c des Bündels 1 versorgt, wie solche in der Höhe von $\alpha = 420$ und $\beta = 560$ μ abzweigen. Die eigentlichen Verbindungen, die die Knotenstelle bezeichnen, beginnen bei $\gamma = 900$ μ, wo Bündel 2, das linke seitliche, einen Zweig f zum unteren Mittelbündel 3 hinübersendet, der sich bei δ mit diesem vereinigt; den entsprechenden Ast g sendet Bündel 4 erst etwas weiter oben bei $\varepsilon = 1160$ μ ab; er trifft das Mittelbündel bei $\zeta = 1640$ μ, solche Bündelverbindungen fehlten innerhalb des unteren Knotens. Nach ihrem Empfang läuft das untere Mittelbündel ohne weiteren Anteil an den Verzweigungen und Verbindungen durch die Knotenstelle durch, es ist also an der Versorgung dieses zweiten Blättchenpaares ebenso unbeteiligt, wie an der des ersten, doch ist eine Verbindung mit den Bündeln, die ihrerseits Aeste in die Blättchen abgeben, hier wenigstens vorhanden. Was die weiteren Verzweigungsvorgänge betrifft, so ist das obere Mittelbündel 1 in drei Teile gespalten, analog dem Vorgang im unteren Knoten bei γ in Fig. 17. Es zweigt nach links ein Bündel d bei $\vartheta = 1150$ μ, nach rechts ein Bündel e bei $\delta = 1420$ μ ab, während der Rest 1 wie im unteren Knoten gerade in das nächste Internodium durchzieht. Die Seitenzweige d und e ihrerseits senden nach oben kleine Bündel d_1, d_2 und e_1 ab, die direkt in das Bündelnetz der Spreite eintreten. Kleinere Bündelverbindungen bestehen zwischen diesen Zweigen und den größeren Bündeln d und e, links eine solche auch mit Bündel 2. Diese Verbindung trifft Bündel 2 bei $\xi = 1510$ μ, nachdem sie bei 1460 μ abgegliedert wurde, auf der rechten Seite geht eine ähnliche Verbindung bei $\varkappa = 1700$ μ ab, gabelt sich und trifft einerseits bei $\lambda = 1780$ μ auf das Bündel e, andererseits bei μ auf Bündel 2. Durch diese Zweige ist das obere Mittelbündel 1 mit beiden Seitenbündeln 2 und 4 in Verbindung, und da diese, wie zu Beginn geschildert ist, auch mit dem unteren Mittelbündel durch die Verbindungen f und g im Zusammenhang stehen, so besteht an dieser Stelle eine Verbindung aller Bündel, eine Ringverbindung, die jedoch weder hinsichtlich der Tracheenzahl, noch der Geschlossenheit mit der bei *Pimpinella* beschriebenen zu vergleichen ist. Im untersten Knoten war eine ähnliche Verbindung unter Ausschluß des unteren Mittelbündels vorhanden, wie sich aus Fig. 16 entnehmen läßt. Es bleibt uns noch der weitere Verlauf der Blättchenspurbündel zu verfolgen. Analoge Verbindungen zu denen der Randbündel a und d des unteren Knotens fehlen naturgemäß hier. Die Mittelnervbündel können wir hier, wenigstens auf der linken Seite schon bis in ihren weiteren Verlauf verfolgen; im untersten Knoten blieben sie, soweit wir ihnen folgen konnten, in Gegenüberstellung. Es zeigt sich nun hier, daß eine anfängliche Gegenüberstellung sehr bald durch Drehung des oberen Bündels d bezw. e in Nebeneinanderlaufen verwandelt wird, und während die rückständige rechte Seite die analogen Bündel 4 und e bis 2770 μ einander nur stark genähert zeigt, findet links bei $\omega = 2240$ μ Vereinigung der Bündel zu einem normal orientierten einzigen Mittelnervbündel statt; es legen sich dabei die Leitungsbahnen des Bündels d an die obere Flanke des Bündels 2 an, vgl. Skizze A in Fig. 18. Im untersten Fiederpaar findet außerhalb des Bereiches unseres Schemas das gleiche statt, wie sich aus den physiologischen Versuchen ergibt. Eine interessante Abweichung aber kommt im dritten Knoten vor, und es muß daher aush dieser noch kurz besprochen werden.

Der dritte Knoten. Endlich habe ich dann auch den letzten Knoten einer gleichen Untersuchung unterzogen. Eine Folge von 227 Schnitten von je 10 μ Dicke reichte hier aus. Die kleinen Spindelbündel d'' und a'' haben während des Internodiums die Spindel verlassen, um in die herablaufende Spreite auszutreten. In den Knoten finden wir nur die einander entgegengesetzt orientierten Mittelbündel 1 und 3. Der Knoten enthält keine Bündelverbindung, sondern nur Verzweigungen und zwar einfachster Art: das untere Mittelbündel 3 gibt nach links und rechts je einen Ast ab, bei 900 und 940 μ; das obere fast gleichzeitig ebenfalls 2 Bündel bei 1020 μ. Auf dieser Höhe enthält die Spindel also wiederum sechs Bündel, die sich zu je zwei und zwei übereinander legen, die Tracheenteile einander zugekehrt. Das mittlere Paar 1 und 3 verbleibt in der Spindel und tritt in unveränderter Stellung in des Endblättchen ein. Das linke bezw. rechte Paar befindet sich von 1100 μ ab in der besprochenen Gegenüberstellung. Dabei vollzieht sich aber jetzt im Gegensatz zu den beiden tieferen Knoten die Vereinigung in anderer Weise; während wir dort (siehe Schema des mittleren Knotens Fig. 18 bei φ und in Skizze A) einseitige Drehung des oberen Bündels beobachteten, sodaß im vereinigten Bündel υ die Leitungsbahnen der Bündel d und 2 einfach nebeneinander lagen, tritt hier im obersten Knoten eine Spaltung des oberen Mittelnervbündels ein, links bei 1400 μ, rechts bei 1560 μ, gerade an den Stellen beginnender Ausbiegung. Die beiden getrennten Teile des oberen Bündels erleiden dann eine allmähliche Drehung (vgl. Skizze B in Fig. 18) nach außen, bis sie dann beiderseits an die Flanken des unteren Bündels sich anlegen, sodaß statt einfachen Nebeneinanderlegens beider Bündel hier eine Einbettung des einen unteren zwischen die zwei getrennten Teile des oberen zustandekommt. Während also in den tieferen Blättchenpaaren bei Abspaltung der Seitenzweige für die Nerven erster Ordnung alles nach rechts abzweigende dem Bündel d, alles nach links abgegliederte aber dem Bündel 2 entstammt, müssen hier notwendig beiderseits zuerst Tracheen abgegeben werden, die von Bündel 1 herstammen, bis bei Erschöpfung dieser Leitungsbahnen nun die Tracheen des Bündels 3 an die Reihe kommen. Die physiologische Untersuchung wird die Folgen dieser eigenartigen Verhältnisse anzeigen und erkennen lassen, wie dadurch in beiden Blättchenpaaren die Blättchenspitze einem anderen Blattspurbündel zugeteilt wird, als die übrigen Spreitenteile. Infolge der Verschiedenheit der Bündelbestandteile war dieses gleiche Ergebnis in beiden Fällen nur auf verschiedenem Wege zu erreichen.

Zusammenfassung der Einzeluntersuchung des Bündelverlaufs im Blattgrund und in den Knotenstellen. Aus den Einzeluntersuchungen der Zonen mit Bündelverbindungen geht hervor: Aus der Rinne der drei Blattspurbündel, die im Blattgrunde vorliegt, ist das aus 8 Bündeln bestehende Bündelrohr des Stiels hervorgegangen. Alle Bündel stehen oberhalb des Blattgrundes in seitlicher Verbindung mit einander. Die Bündel c, 3 und b leiten sich vom Mittelbündel, die Bündel 2, d und die linke Hälfte von 1 vom linken Blattspurbündel A, die Bündel 4, a und die rechte Hälfte

von 1 vom Bündel C ab. Diese in Stiel und Internodien streng getrennten Bündel stehen innerhalb der Spindelknoten in seitlicher Verbindung. Die Verbindung ist aber nicht, wie bei *Pimpinella* durch einen Ring horizontal verlaufender Tracheen hergestellt, sondern wie des näheren ausgeführt ist durch räumlich weit voneinander getrennte Verbindungen je zweier Nachbarbündel erreicht. Die Verbindung ist also nicht so weitgehend, wie bei jenem Typus. Im untersten Knoten ist das untere Mittelbündel 3 unbeteiligt. Die Bündelverzweigungen vollziehen sich derart, daß das obere Mittelbündel 1 bezw. die ihm benachbarten Bündel a und d Aeste in die unteren Lappen der Blättchen abgeben. Die Bündel 2 und 4 bezw. das Mittelbündel 3 zweigen die Blättchen-Mittelnervbündel ab, die sich nach anfänglicher Gegenüberstellung durch Flankenanlagerung vereinigen. In verschiedener Weise wird dabei in allen Knoten das gleiche Ziel erreicht, daß nämlich die vom Mittelbündel stammenden Tracheen in die Mitte des entstehenden Rinnenbündels gelangen.

Bündelverlauf im Endblättchen. Die in das Endblättchen eintretenden Bündel 3 und 1 verlaufen weiterhin derart, daß das obere 1 mehrere Seitenbündel in die unteren Spreitenteile abgibt und endlich, wie oben für seine seitlichen Aeste beschrieben wurde, nach Spaltung in zwei Bündel durch Drehung dieser Teile und seitliche Anlagerung derselben an das untere Bündel 3 die Flanken des entstehenden einzigen Mittelbündels einnimmt. Die Tracheen des Bündels 3 kommen somit erst nach Abzweigung aller anderen Leitungsbahnen in der Spitze des Blättchens zur Abspaltung.

Physiologische Versuche.

Saugversuche. Die zur Verwendung kommenden lang gestielten Blätter konnten infolge ihrer grundständigen Stellung und wegen Zusammendrängung der Verzweigungen und Verbindungen der Bündel im Blattgrund nicht unterhalb dieser Verbindungszone angeschnitten werden; es war daher nicht möglich, eines der Blattspurbündel A, B, C zu öffnen. Die Versuche wurden deshalb so angestellt, daß der Einschnitt oberhalb der Verbindungszone in der Höhe des Endschnittes der Figur 16 angebracht wurde. So gelang es, die Blattgebiete, die sich beim Durchschnitt der an dieser Stelle vorhandenen Blattstielbündel röten festzustellen. Die Beobachtung der Querschnitte, die zur Gewinnung der Fig. 16 angefertigt wurden, läßt erkennen, daß die Bündelverbindungen f und g des Schemas keinen Austausch in höherem Maße zwischen den zur Vereintläufigkeit gelangenden Bündeln darstellen. Ganze Tracheenstränge treten nicht über, höchstens Einzeltracheen als Verbindungen benachbarter Tracheenstränge beider Bündel auf der Dauer der Vereintläufigkeit. Demgemäß enthält Bündel b fast ausschließlich die als B″ von B abgelösten Leitungsbahnen, und c ist im wesentlichen identisch mit Bündel B′. Es sind also die Bündel c, 3 und b als Teile von Bündel B anzusehen, Bündel 2 entstammt A, Bündel 4 dagegen C. Die Aeste m und n, die als periphere Zweige aus der Bündelvereinigung bei f bezw. g hervorgegangen sind, enthalten, wie wir sahen, wesentlich die bei δ bis ε aus den Bündeln A und C abgezweigten Leitungsbahnen. Wir können also die aus m und n hervorgehenden Bündel d und a zu A bezw. C rechnen, während das obere Mittelbündel 1 sich zur Hälfte aus Leitungsbahnen des Bündels A, zur Hälfte aus solchen des Bündels C zusammensetzt.

Wenden wir uns zunächst den Ergebnissen zu, die die Saugversuche bei Oeffnung eines einzigen Blattstielbündels zur Folge haben. Ein Einschnitt in die Bündel a bezw. d im Schema Fig. 17 hat eine Rötung der großen Spreitenlappen in der basalen Hälfte des untersten Fiederpaares zur Folge. Es sind dies innerhalb des ganzen Blattes die einzigen Gebiete, die sich röten, und die tiefer als sie inserierten kleinen Blättchen bleiben farblos, ebenso wie die durch die Bündel a′ und d′ (vgl. Fig. 17) versorgten Spreitenteile. Oeffnung der Bündel 2 bezw. 4 hat eine Rötung des Endlappens des untersten Fiederpaares sowie der ganzen basalen Hälfte des zweiten Fiederpaares mit Ausschluß der Blättchenspitze zur Folge, bei Bündel 4 auf der rechten, bei Bündel 2 auf der linken Blatthälfte. Eine Oeffnung des Mittelbündels 3 führt zur Färbung der Blättchenspitzen im dritten Fiederpaar und von kleinen Randzonen abgesehen zur Färbung des Endblättchens. Oeffnung der Bündel b und c hat eine Rötung der Blättchenspitzen im zweiten Fiederpaar zur Folge. In einzelnen Fällen war die Herausbildung dieser Gebiete scharf, in manchen kam es zu schwächerer Rötung auch der zu Bündel 2

bezw. 4 gehörigen Gebiete. Alle bisher nicht genannten Blattgebiete werden bei Oeffnung des Bündels 1 gefärbt.

Ihrem Ursprung nach gehören die Bündel b und c sowie Bündel 3 zum Blattspurmittelbündel C, Bündel 2 und d zum Seitenbündel A, 4 und a zum Seitenbündel C, Bündel 1 je zur Hälfte zu beiden Seitenbündeln. Auf das Mittelbündel entfallen also innerhalb der Gesamtspreite die Blättchenspitzen im Endblättchen und den beiden oberen Fiederpaaren und zwar in abnehmender Ausdehnung. Vom verbleibenden Spreitengebiet gehört der Anteil der linken Blatthälfte zu Bündel A, der der rechten zu Bündel C. Es liegen auch in diesem Falle die Bündelgebiete in ähnlicher Verteilung wie bei *Pimpinella* und wie wir es noch bei *Clematis* sehen werden, trotzdem die Anlage des Bündelsystems von jenen Typen erheblich abweicht. Die Ergebnisse der Saugversuche stehen in bester Uebereinstimmung mit den Befunden unserer anatomischen Untersuchungen.

Druckversuche. Oeffnung eines Blattstielbündels hat Rötung aller Blättchen zur Folge. Schon vom Blattgrund an ist eine Verbindung aller Blattspurbündel hergestellt. Wenn die Spreite oberhalb des ersten Knotens entfernt ist, und das Mittelbündel, das an der Versorgung des untersten Fiederpaares unbeteiligt ist, geöffnet wird, so tritt trotzdem baldige Rötung dieses Blättchenpaares ein. Die Bündelverbindungen des Blattgrundes ermöglichen diesen Zusammenhang, der z. B. bei *Pimpinella* unmöglich war. Der seitliche Zusammenhang ist, wie die anatomischen Untersuchungen zeigten, weitgehend gesichert, in Zusammenhang damit auch die Versorgungsmöglichkeit der ganzen Spreite selbst bei Zufuhr durch nur ein Blattspurbündel. Sie ist auch noch bei weitgehender Verletzung des Blattes möglich.

9. Typus Clematis vitalba.

Kurze Charakteristik des Typus: Blattspur dreibündelig. Flankenbündel in Stiel und Spindelinternodien, nicht aber in den Knoten vereintläufig. Bündelverbindungen im Blattgrund, in den Spindelknoten, an der Basis aller Blättchen und in den Stielchen paariger Blättchen. Blättchenspur 6bündelig. Durchkreuzung der Bündel.

Zur vergleichenden Untersuchung gelangten *Clematis vitalba*, *C. flammula*, *C. viticella*. Zu den genaueren Untersuchungen wurde *Clematis vitalba* verwandt. Das Leitbündelsystem ist innerhalb des Stiels und der Spindel bei allen verglichenen Species nahezu übereinstimmend. Es ist jedoch durchaus verschieden von dem Typus, nach dem das Bündelsystem anderer Ranunculaceen-Blätter, z. B. der Fiederblätter von *Thalictrum flavum* oder *Adonis* gebaut ist (vgl. Mansion 1897, S. 1). Der Typus umfaßt also nicht wie der Typus *Pimpinella* eine so große Pflanzengruppe, sondern nur eine Gattung. Die Spezies der Gattung *Clematis* sind schon wiederholt auf den Bau ihres Bündelsystems auch innerhalb der Blätter untersucht worden. *C. vitalba* ist sowohl bei Petit (1889, S. 35) als auch bei Sterckx (1897, S. 1) behandelt In beiden Fällen sind die Verbindungszonen in dem Stielchen der paarigen Blättchen nicht beobachtet worden, ebensowenig die genaueren Verhältnisse in den Blättchenbasen. Im übrigen konnte ich die Feststellungen Petits bestätigen, während zwischen unseren Befunden und den Angaben von Sterckx wesentliche Unterschiede bestehen. Ob diese Verschiedenheiten unserer Untersuchungsergebnisse sich durch die verfeinerte Untersuchungsmethode, die ich verwenden konnte, erklären lassen, oder ob so bedeutende Unterschiede bei verschiedenen Individuen einer Spezies vorkommen, kann ich nicht entscheiden. Daß hier tatsächlich größere individuelle Abweichungen sich finden, wird weiter unten zu erwähnen sein.

Anatomische Untersuchungen.

Aeußere Morphologie des Blattes. Die Blätter von *Clematis vitalba* sind bekanntermaßen unpaarig und einfach gefiedert. Die Zahl der Blättchen ist 5. Blatt und Blättchen sind langgestielt. Die Blättchen sind meist nahezu symmetrisch. Nur selten kommt es zu wiederholter Fiederung und zwar meist dadurch, daß ein Blättchen des untersten Paares oder auch das Endblättchen

geteilt ist. Dadurch verliert in der Regel auch das Blatt als Ganzes seine Symmetrie. An der Achse sind die Blätter kreuzgegenständig.

Anschluß des Blattes an die Achse. De Bary (1877, S. 255) hat das Achsenbündelrohr von *Clematis* eingehender Untersuchung unterzogen und gibt über den Anschluß der Blattspur an die Achse an: „Von den 6 im Kreise angeordneten Achsenbündeln treten zwei als Mittelnerven in die paarweise gegenständigen Blattstiele ein, die beiden anderen außerdem vorhandenen Seitennerven entstammen den rechts und links dem Mittelbündel benachbarten Achsenbündeln". Die Blattspur ist also dreibündelig.

Bündelverlauf in Blattstiel und Spindelinternodien. Der Blattstiel und die Spindelinternodien sind, wie bei *Pimpinella* dadurch charakterisiert, daß in ihnen zwischen den Einzelbündeln des Leitungssystems keine Verbindungen vorkommen. In den Blattstiel treten, wie wir weiter unten sehen werden, 8 zum Bündelrohr angeordnete Einzelbündel aus dem Blattgrund ein. Sie ziehen in gleicher Anordnung bis in den ersten Knoten durch. Das Internodium enthält 6 zum Rohr angeordnete Einzelbündel, die ebenfalls ohne Verzweigungen und Verbindungen diese Zone durchziehen. Der Blattgrund und die Spindelknoten müssen, da in ihnen komplizierte Verzweigungen und Verbindungen der Bündel auftreten, genauer untersucht werden.

Einzeluntersuchung des Bündelverlaufes in den durch Bündelverbindungen charakterisierten Zonen.

Bündelverlauf im Blattgrund. Unterhalb des ersten Knotens ist die Zahl der getrennten Einzelbündel von 3 auf 8 (nach Sterckx auf 6) erhöht. Die Teilungsvorgänge, die zu dieser Bündelvermehrung führen, wurden im einzelnen an Hand von Mikrotomschnittserien untersucht. Das Ergebnis des Befundes gibt das Schema Fig. 19 wieder. Es stimmt mit den Angaben von Sterckx in der Hauptsache überein, weicht jedoch ab durch die Unterschiede, die das Auftreten der Bündel d′ und d″ bedingt. Ein Fehlen dieser Bündel kam bei den untersuchten Blättern nicht vor. Die Schnittserie umfaßte über 600 Schnitte von je 10 μ Dicke. Eingeleitet werden die Verzweigungen durch zweimalige Spaltung der Blattspurseitenbündel I und III bei 300 μ bezw. 540 μ. Während die geraden Laufes durchziehenden Hauptmassen dieser Bündel uns am Endschnitt des Schemas als Eckbündel f und b entgegentreten, geben sie durch ihre erste Spaltung den Bündeln e bezw. c Entstehung, durch ihre zweitmalige Verzweigung werden die Bündel a_1 und a_2 gebildet, die bei späterer Vereinigung das obere Mittelbündel a ergeben, einstweilen aber als 2 getrennte Bündel a_1 und a_2 den Stiel durchziehen. Die kleinen Bündel d′ und d″ rechts und links des Mittelbündels werden von diesem abgezweigt, freilich erst weiter oben: d′ bei $\varepsilon = 1640$ μ, d″ bei $\xi = 1680$ μ. Auf der Höhe dieser letzten Abgliederung beginnt eine Zone von genauer zu untersuchenden Bündelverbindungen. Stärker hervortretend sind vor allem 2 Aeste, die a_1 und a_2 mit d verbinden, bei $\vartheta = 1400$ μ und bei $\varkappa = 1700$ μ abgegliedert werden und das Mittelbündel gleichzeitig bei $\lambda = 1850$ μ erreichen. Zwei Aeste, die diese Bündelverbindungen ihrerseits bei $\upsilon = 1610$ μ bezw. $\chi = 1830$ μ abgliedern, stellen eine Bündelverbindung auch mit den Teilen des Mittelbündels her, die schon vorher als d′ und d″ vom Mittelbündel abgezweigt sind. Diese Verbindungen erreichen d′ bei $\varphi = 1850$ μ, d″ bei $\psi = 1870$ μ. Endlich zweigt in fast gleicher Höhe, in unserem Schema freilich nur auf der rechten Seite, ein Bündel g von d′ ab, das dies mit c und dadurch mittelbar mit b und a verbindet. Dieser Ast verläßt d bei $\pi = 1750$ μ erreicht c allerdings erst bedeutend weiter oben bei $\varsigma = 2450$ μ. Zweifellos ist die Unterbleibung der analogen Verbindung h zwischen d″ und e, wie sie in das Schema gestrichelt eingezeichnet ist, nur ausnahmsweise. Nach dieser geschilderten Verbindungszone folgt nun eine lange Strecke, in der die so gebildeten Bündel zu eine Bündelrinne angeordnet parallel den Stiel durchziehen. Erst bei $\omega = 5760$ μ, also nach über 2500 μ parallelen Laufes kommen die Bündel a_1 und a_2 als a zur Vereinigung und es ist dann das Stadium erreicht, das bis zum ersten Knoten erhalten bleibt. Diese Vereinigung der Bündel a_1 und a_2 ist in das Schema noch mit aufgenommen. Die Unterbrechung der den Bündelverlauf bezeichnenden Linien weist darauf hin, daß an dieser Stelle eine längere Strecke einzuschieben ist, und daß die Zeichnung nur bis zu dieser Unterbrechungsstelle hin zahlenmäßig exakt entworfen ist. Ihren Bestandteilen nach sind zurückzuführen

Blattstielbündel	a	auf	I	und	III	zu	gleichen	Teilen
„	b	„	I					
„	c	„	I	und	zu	geringem	Teil	auf II
„	d′	„	II	„	„	„	„	„ I
„	d	„	II					
„	d″	„	II	„	„	„	„	„ III
„	e	„	III					
„	f	„	III					

Bündelverlauf in den Spindelknoten. Das Schema Fig. 20 gibt den Verlauf innerhalb des unteren Spindelknotens an. Es wurde durch Untersuchung einer Schnittserie von 181 Schnitten von je 15 μ Dicke gewonnen, umfaßt also insgesamt 2,7 mm. Innerhalb des Blattstiels sind, wie wir wissen, die 8 Bündel zu einem lockeren Bündelrohr angeordnet. Im Knoten nun öffnet sich durch Spaltung des oberen Mittelbündels a und Verlagerung seiner Teile an die Flanken das Rohr

zur Rinne, aus der durch Neubildung eines oberen Mittelbündels oberhalb des Knotens das Rohr wiederhergestellt wird. Eingeleitet werden die Verzweigungen innerhalb des untersten Spindelknotens bei $\alpha = 1320\ \mu$ durch Spaltung des Bündels f in einen Zweig f_1 und einen Zweig f_2. Bei 1395 μ findet dann auf gleicher Höhe die oben erwähnte Zweispaltung des oberen Mittelbündels a statt bei β und die des eben genannten Astes f_2 bei γ. Die einander zugewandten Teile kommen bei $\delta = 1470\ \mu$ zur Vereinigung. Ein kleiner Zweig g verbindet den inneren Ast von f_2, der sich Bündel a_1 zuwendet mit dem mehr und mehr seitlich verschobenen f_1, das er bei 1395 μ erreicht; von hier ab wendet sich dieses Bündel scharf auswärts und tritt ohne weitere Verbindung mit anderen Bündeln als Stielchenbündel f_1 in das Stielchen ein. Der äußere Ast des Bündels f_2 sendet bei $\varepsilon = 1500\ \mu$ einen Zweig in das Stielchen, der dort das Bündel f_2 bildet; der ziemlich kleine restliche Teil, der nach Abgabe des oben genannten Stielchenbündels noch eine Weile bis 1725 μ in der Spindel aufwärts zieht, vereinigt sich dort bei ζ mit einem starken Ast des Bündels e, der dies letztere wenig tiefer bei $\varkappa = 1695\ \mu$ verlassen hat und nun direkten Laufes in das Stielchen eintritt, dessen Mittelbündel e_1 er bildet. Auf fast gleicher Höhe bei $\lambda = 1725\ \mu$ hat auch das Spindelbündel a_1 einen Ast abgezweigt, der das rechte Eckbündel des Stielchens a_1 darstellt. Es sind nun also die Stielchenbündel f_1, f_2, e_1 und a_1 abgezweigt, und es bleibt noch die Bildung der beiden zuletzt abgespaltenen Stielchenbündel a_2 und e_2 zu besprechen. Ihre Abzweigung findet fast gleichzeitig bei 1865 μ statt und zwar einerseits vom Bündel e bei μ, andererseits von a_1 bei ν. Diese Aeste sind eine Weile vereintläufig, trennen sich dann erneut und treten als Bündel e_2 bezw. a_2 in das Stielchen ein. Kurz oberhalb ihrer Auszweigung vereinigen sich die kleinen Bündel d' und d'', die schon eine Weile in nächster Nähe der Nachbarbündel c und e verliefen, völlig mit diesen bei 1880 μ. Da diese Zwischenbündel dem Mittelbündel II entstammten, so stellen sie eine Verbindung von d und c bezw. e dar, die freilich während des ganzen Blattstiels selbständig den anderen Bündeln parallel läuft und erst im untersten Knoten die Nachbarbündel erreicht. Was nun in der Spindel an Verzweigungsvorgängen noch folgt, dient nur dazu, das lockere Bündelrohr des Internodiums analog dem des Blattstiels zu bilden. Bei $\varphi = 2000\ \mu$ spaltet sich a_1 in einen äußeren Zweig, der im Internodienquerschnitt von jetzt ab als linkes Eckbündel a' auftritt und einem inneren Zweig a_1; das linksseitige Bündel a_2 verhält sich analog. Bei $\psi = 2505\ \mu$ vereinigen sich dann die Bündel a_1 und a_2 wieder zum oberen Mittelbündel a des Internodiums. Bemerkenswert ist schließlich noch eine Bündelverbindung k, die bei etwa 2000 μ vom Mittelbündel abzweigt und dies mit Bündel e verbindet. So ist durch sie auch ein Zusammenhang des Mittelbündels d mit den anderen Spindelbündeln erreicht, der bisher nur durch die Verbindungen d' und d'' hergestellt war. Die Größe dieser Abzweigung k ist ziemlich beträchtlich. Bei der Besprechung der physiologischen Untersuchungsergebnisse wird darauf zurückzukommen sein.

Bei allen vorausgeschickten Angaben ist nur die linke Hälfte der Spindel berücksichtigt worden. Es genügt wohl zu sagen, daß die rechte sich bis in alle Einzelheiten hinein spiegelbildlich gleich verhält, außer betreffs der letzten Verbindung zwischen d und e. Die dazu analoge von d nach c fehlte; in das Schema ist sie eingezeichnet. Es dürfte sich jedenfalls hier um ein anormales Ausbleiben handeln, und die Verbindung wird in der Regel beiderseitig ausgebildet sein. Alle Vorgänge setzen übrigens auf der rechten Seite 20—50 μ später ein. Es ist das eine allgemein zu machende Beobachtung, die sich den übrigen Erscheinungsformen der Blattasymmetrie einfügen läßt. Die Ergebnisse der Untersuchung seien folgendermaßen zusammengefaßt. Es entstammen:

links	Stielchenbündel	Spindelbündel	Blattspurbündel
ober. Mittelbündel	a_4	a	I
	a_3	a	I
	c_2	c + d''	I + II
unter. Mittelbündel	c_1	c + b	I + II
	b_2	b	I
	b_1	b	I

rechts	Stielchenbündel	Spindelbündel	Blattspurbündel
ober. Mittelbündel	a_2	a	III
	a_1	a	III
	e_2	e + d'	III + II
unter. Mittelbündel	e_1	e + f	III + II
	f_2	f	III
	f_1	f	III

Da die Vorgänge der Bündelverzweigungen und Verbindungen im oberen Spindelknoten durchaus analog sind, so sei auf sie nicht näher eingegangen. Die Gesamtresultate der dort stattfindenden Verzweigungen seien in einer Tabelle wie sie analog für den unteren Knoten gegeben ist, zusammengefaßt. Es treten in den zweiten Knoten ein die Bündel a, a', e, d, c, a'' (vgl. den Endschnitt des Schemas Fig. 20), und es sind abzuleiten

links	Stielchenbündel	Spindelbündel	Blattspurbündel
ober. Mittelbündel	a_4	a + c	III + II
	a_3	a	III
	c_2	c	II + III
unter. Mittelbündel	c_1	c + a''	II + III
	a_2''	a''	III
	a_1''	a''	III

	Stielchenbündel	Spindelbündel	Blattspurbündel
rechts	a_2'	a′	I
	a_1'	a′	I
ober. Mittelbündel	a_2	a + e	I + II
	a_1	a	I
	e_2	e	I + II
unter. Mittelbündel	e_1	e + a	I + II

Bündelverlauf in der Basis des Endblättchens (vgl. Schema Fig. 21). Da die Verhältnisse im Stielchen und in der Basis des Endblättchens am einfachsten sind, so beginne ich mit ihrer Darstellung. Auch betreffs dieser Verhältnisse weichen die Untersuchungsergebnisse bei Sterckx beträchtlich von den hier wiedergegebenen Befunden ab. Oberhalb des zweiten Knotens haben wir eine Vereinigung der Bündel a_1 und a_2, sodaß alsdann die nämlichen Verhältnisse wie im Internodium wieder vorliegen: ein lockeres Bündelrohr von 6 Bündeln a′, e, d, c, a″, a.

Zur genaueren Untersuchung gelangte eine Serie von ca. 240 Schnitten von je 10 μ Dicke, die somit eine Strecke von 2,2 mm umfasste. An ihrer Basis sind noch die oben angegebenen Verhältnisse. Bei $\alpha = 460\ \mu$ bereits tritt dann, wie unterhalb jedes Knotens die Spaltung des oberen Mittelbündels ein, dessen Hälften bei $\beta = 700\ \mu$ bezw. $\gamma = 840\ \mu$, die Eckbündel a′ bezw. a″ erreichen und mit ihnen vereintläufig werden. Von hier ab haben wir also nun 5 Bündel, die in flacher Rinne angeordnet sind, und die Hauptbündel des Spreitenbündelnetzes werden durch strahlige Divergenz dieser Bündel von der Blättchenbasis aus gebildet. Dabei lösen sich die mit a′ bezw. a″ vereintläufig gewesenen Teile des Bündels a wieder ab und bilden selbständige Hauptbündel freilich sehr geringen Umfanges. In die Spreite treten somit 7 koordinierte Bündel ein, und die Nervatur ist als typisch handförmig zu bezeichnen. Indessen ist die Blättchenbasis von weiterem Interesse durch die Bündelverbindungen, die an den Flankenbündeln der Rinne beginnend jedes Bündel mit dem weiter innnen gelegenen Nachbarbündel verbinden und dadurch vor der Divergenz der Bündel eine seitliche Verbindung aller herstellen. Zur Erklärung des Schemas seien hier die zahlenmäßigen Angaben hinzugefügt. Nachdem schon bei 1200 μ eine stärkere Ausbiegung des Eckbündels a″ eingetreten ist, gibt dies, noch ehe es in seine Teile a_1 und a″ gespalten ist, was erst bei $\varepsilon = 1340\ \mu$ stattfindet, einen Ast bei $\delta = 1240\ \mu$ ab, der c bei $\zeta = 1320\ \mu$ erreicht. Bei $\vartheta = 1320\ \mu$ setzt die Verbindung g an dieses Bündel c an und verbindet es mit d. Letzteres wird bei $\varkappa = 1620\ \mu$ erreicht. Analog ist der Bau auf der rechten Seite, nur im Sonderfall des Schemas mit der Abweichung, daß die Spaltung des Flankenbündels in seine Teile a_2 und a′ schon bei $\lambda = 1360\ \mu$ stattfindet, also vor der Verbindung mit Bündel e, die erst bei $\nu = 1460\ \mu$ vollzogen ist. Von 1420—1900 μ erstreckt sich die Verbindung p zwischen e und d. Die Bündel p und q stellen aber nicht nur Verbindungen der betreffenden benachbarten Bündel dar, sondern sie beteiligen sich auch an der Ausbildung des Bündelnetzes in der Spreite: bei $\varphi = 1420\ \mu$ bezw. $\chi = 1540\ \mu$ geben sie einen Ast spreitenwärts ab, der sich bei $\psi = 1520\ \mu$ bezw. bei π gabelt und seine Zweige nun einerseits dem Mittelbündel andererseits dem Bündel c bezw. e schnell nähert. Bei $\varrho = 1840\ \mu$ bezw. $\sigma = 2340\ \mu$ ist diese Annäherung an c und d auf der linken Seite vollzogen. Für die rechte Seite findet sie an e bei $\tau = 2000\ \mu$, an d bei $\omega = 2180\ \mu$ statt. In nächster Nähe des Hauptbündels laufen nun diese kleinen Zweige in die Lamina vor, ihre Auszweigungen versorgen die Nischen zwischen den Hauptbündeln, bis sie völlig erschöpft sind, und erst, wenn sie nunmehr gänzlich geschwunden sind, beginnt die Auszweigung von Tracheen der Hauptbündel. Da diese Gabeläste ihrem Ursprung nach auf die Bündel c und e zurückgehen, so muß die Versorgung der Blättchenbasis bis direkt an das Mittelbündel d heran nicht diesem, sondern den Bündeln e und c zustehen (vgl. das bei den physiologischen Untersuchungen Gesagte).

Bündelverlauf in Stielchen und Basis der paarigen Blättchen. Etwas anders liegen die Verhältnisse in den Stielchen der paarigen Fiedern. Die Zone in der Blättchenbasis ist durchaus analog gebaut, sodaß eine nochmalige Besprechung an dieser Stelle sich erübrigt. Abweichend dagegen gestaltet sich die Aufspaltung des oberen Mittelbündels. Diese findet zunächst bedeutend tiefer statt, als im Stielchen des Endblättchens und wurde in ihren Einzelheiten an Hand einer Schnittserie von etwa 6 mm Gesamthöhe und 15 μ Schnittdicke verfolgt. Die Verzweigungsstelle selbst erstreckt sich freilich kaum über 200 μ. Abweichend von den im Endblättchen verzeichneten Verhältnissen findet sich an dieser Stelle zunächst ein Paar von Bündelverbindungen zwischen dem oberen Mittelbündel e_1 (abgespalten bei 4705 und 4780 μ) und den Nachbarbündeln e_2 und f_2 (Ansatz rechts bei 4735 μ, links bei 4870 μ). Eine derartige Verbindung des Mittelbündels mit den Nachbarbündeln ist beim Endblättchen nur in der Blättchenbasis gegeben an der entsprechenden Stelle der paarigen Blättchen findet sich die gleiche Verbindung ebenfalls, sodaß diese Verbindung also doppelt ausgebildet ist. Die Verzweigung des oberen Mittelbündels a_2, die beim Endblättchen zwei Aeste an die Nachbarbündel c und e ergab, findet hier auch statt; bei 4840 μ ist die Verzweigungsstelle, bei 4915 μ links und 4900 μ rechts sind die Ansatzstellen an die Nachbarbündel a_1 und f_1. Auf gleicher Höhe löst sich je ein kleines Bündel von a_1 bezw. f_1 ab und zieht selbständig gegen die Spreite hin. Diese Bündelchen sind von ganz untergeordneter Bedeutung und Größe (1–4 Tracheen). Als wichtigste Abweichung von den Verhältnissen im Stielchen des Endblättchens findet sich nun aber hier kurz vor der Spaltung des oberen Mittelbündels a_2 eine Verbindung desselben mit den Bündeln f_2 und e_2. Sie setzt bei 4810 μ am oberen Mittelbündel an und erreicht den Anschluß links bei 4840 μ rechts bei 4855 μ. Durch diese letzte Verbindung ist ein seitlicher Zusammenhang aller Blättchenspurbündel in Gestalt eines lockeren Ringes hergestellt. Die Blättchenbasis paariger Blättchen unterscheidet sich von der gleichen Zone des Endblättchens nur dadurch, daß die kleinen Flankenbündel a_2' und a_2'' sich mit den Nachbarbündel a_1 und f_1 meist vereinigen. Die in ihnen enthaltenen Leitungsbahnen werden dann innerhalb der Spreite von a_1 und f_1 als Seitennervbündel gegen den Rand des Blättchens hin abgegeben.

Zusammenfassung der Einzeluntersuchungen des Bündelverlaufes in den durch Bündelverbindungen charakterisierten Zonen. Aus unseren Einzeluntersuchungen geht folgendes hervor: Im Blattgrund tritt durch Dreispaltung der Seitenbündel I und III eine Vermehrung der Bündelzahl auf 7 ein. Weiter oberhalb ist durch Bündelverbindungen ein seitlicher Zusammenhang aller Blattspurbündel hergestellt. Durch Abzweigung der Bündel d' und d'' vom Mittelbündel d wird die Zahl der Bündel auf 9 erhöht, durch Vereintläufigkeit der Flankenbündel bald darauf das aus 8 Bündeln bestehende Bündelrohr des Blattstiels gebildet. Blattstiel und Spindelinternodien sind abgesehen von dieser Vereintläufigkeit frei von Bündelverbindungen. Auf der Höhe jedes Knotens wird durch vorübergehende Aufspaltung des oberen Mittelbündels a das Bündelrohr zur Rinne geöffnet. Am Ende des Knotens schließt die Rinne sich erneut zum Rohr. In jedem Knoten stehen alle Spindelbündel in lockerem seitlichem Zusammenhang wie bei *Erodium*. Die Bündelverzweigung ist derart, daß das Mittelbündel der Blattspur an allen Blättchenspuren beteiligt ist, die seitlich gelegenen Bündel nur an den Blättchen der gleichen Seite. In den Stielchen liegen die Bündel ebenfalls zum Bündelrohr angeordnet. Unterhalb der Blättchen öffnet sich durch Spaltung des oberen Mittelbündels (a_2 in Fig. 20) das Rohr zur Rinne, und bei den paarigen Blättchen ist an dieser Stelle ein Ring von Bündelverbindungen ausgebildet, der im Stielchen des Endblättchens fehlt. In die Basis aller Blättchen treten die Blättchenspurbündel parallelen Laufes ein und sind, bevor sie divergieren, nochmals durch Verbindungen in seitlichem Zusammenhang. Auch in den paarigen Blättchen ist trotz der Verbindungszone im Stielchen diese Verbindung in der Blättchenbasis ausgebildet.

Physiologische Versuche.

Saugversuche. Es sei zunächst darauf hingewiesen, daß bei den mit *Clematis* angestellten Versuchen sich eigenartige Verschiedenheiten hinsichtlich der Gebietsverteilung herausstellten, die sich nicht aus dem mit Hilfe genauester Untersuchungen gewonnenen Einblick in den Bündelverlauf in allen Fällen erklären lassen. Die Versuche ergaben meist recht deutliche Gebietsabgrenzungen, und es zeigte sich dabei, daß bei Oeffnung des gleichen Bündels (beispielsweise III) nicht in allen Fällen Rötung der gleichgelagerten Blattgebiete eintrat. Als feststehend kann zunächst gelten, daß bei Oeffnung des Bündels I nur Blattgebiete der linken Seite, bei Oeffnung des Bündels III nur solche der rechten sich färben, daß dem Mittelbündel II dagegen Gebiete beiderseits der Spindel und zwar in allen Blättchen, auch denen des untersten Paares zukommen. Zur Verwendung kamen bei den Versuchen sowohl Einzelblätter, bei denen dann die Einschnitte oberhalb der in Schema Fig. 19 wiedergegebenen Bündelverzweigungen vorgenommen wurden, als auch Achsenstücke mit einem Blattpaar. In diesem Falle wurden die Bündel des Achsenbündelrohres durchschnitten, der Einschnitt lag also unterhalb der Verbindungszone im Blattgrund. Ein in dieser Weise vorgenommener Versuch hatte bei Oeffnung des Mittelbündels II eine Rötung folgender Spreitenteile zur Folge: das Endblättchen völlig, jedoch die Randgebiete (der Bündel a_1 und a_2) kaum merklich; das obere Fiederpaar im Gebiet des Mittelbündels völlig, in den Gebieten der beiden oberen Seitenbündel kaum merklich, in denen der unteren gar nicht; im unteren Fiederpaar die Blättchenspitze stark gerötet, schwächer der Teil der zum Mittelbündel gehörigen Gebiete, der oberhalb des Mittelbündels liegt, bis an das Gebiet des Bündels e_2 und von dem Gebiet dieses Bündels der dem Mittelbündel zugewandte Teil; die übrigen Gebiete sind farblos. Gut übereinstimmend damit waren die Versuchsergebnisse bei Oeffnung des Eckbündels III. Es färbten sich nun auf der rechten Blatthälfte die im vorigen Versuch farblos gebliebenen Gebiete stark, die schwach gefärbten ebenfalls schwach, während die übrigen farblos blieben. Bei langer Versuchsdauer fand innerhalb des Bündelnetzes der Spreite zuweilen ein nicht unbeträchtlicher Ausgleich der Färbung statt, es kam dann zu einer teilweisen Verwischung der scharfen Gebietsgrenzen. Was die eingangs erwähnten Verschiedenheiten betrifft, die sich zuweilen bei diesen Versuchen einstellten, so sei nur ein Fall derselben angeführt. Es ergab sich, daß bei Oeffnung des Bündels III eine Rötung im unteren rechten Blättchen eintrat, wie wir sie oben auseinandergesetzt haben, daß aber das rechte untere Randgebiet, das von Bündel a_2 versorgt wird, der Rötung völlig entbehrte; es war ebenso farblos wie die obere Randzone, die demselben Bündel zugehört. Es muß also in diesem Falle die Farblösung

aus Bündel III keinen Zutritt zu diesem Bündel a_2 gehabt haben. Woraus sich diese Verschiedenheit in beiden Fällen erklärt, ist nicht anzugeben. Allgemein läßt sich hinsichtlich der Gebietsverteilung bei *Clematis* sagen, daß die Blättchenspitzen in von unten nach oben zunehmender Ausdehnung dem Mittelbündel II angehören, während die Randgebiete rechts dem rechten Seitenbündel III, links dem linken I zugewiesen sind. Die Gebietsverteilung ist wie bei *Pimpinella* derart, daß man das Gebiet des einen Bündels passieren muß, um in das des andern zu gelangen. Die Erklärung dafür liegt wiederum darin, daß beispielsweise das Mittelbündel des Blättchens in seinem unteren Drittel keine Seitenbündel abgibt, sondern daß die Blattgebiete bis unmittelbar an dieses Bündel heran von Seitenzweigen der Nachbarbündel versorgt werden. Das Schema des Endblättchens Fig. 21 läßt diese Verhältnisse erkennen. Der Spreitenwinkel zwischen Bündel d und e wird von Seitenzweigen der Bündel ω und τ versorgt, die beide dem Bündel e entstammen. Erst nach Erschöpfung der Tracheen dieser Bündel können Teile des Mittelbündels d abgegeben werden.

Druckversuche. Bei Oeffnung eines Bündels kommt es zur Rötung der gesamten Blattspreite. Dadurch, daß schon im Blattgrund eine Verbindung aller Bündel hergestellt ist, und eine solche zudem in jedem Knoten wiederholt wird, kann eine Verhinderung der Ausbreitung der Farbe nicht durch Entfernung einzelner Blättchen oder Knotenstellen erreicht werden, wie es bei *Vicia* oder *Pimpinella* möglich war. Der Zusammenhang aller Bündel ist somit vorzüglich gesichert.

10. Typus Dictamnus albus.

Kurze Charakteristik des Typus: Blattspur dreibündelig, Flankenteile der Seitenbündel vereintläufig. In Stiel und Spindel ein dichtes Bündelrohr aus zwei Rinnenbündeln. Abspaltung der dreibündeligen Blättchenspur von den Flanken beider Rinnenbündel.

Dictamnus albus steht unter den untersuchten Blättern infolge der Ausbildung des eigenartigen Zentralbündelsystems innerhalb des Stiels und des Spindelbündelrohres ganz vereinzelt da. Andere Rutazeen z. B. *Ruta graveolens* weichen von *Dictamnus* bedeutend ab und stehen den Typen *Polemonium* und *Actinomeris* näher. Da es sich bei dem Zentralbündelsystem um eine spezielle Eigentümlichkeit handeln dürfte, so ist es zur Charakteristik des Typus nicht mit verwandt worden. Fiederblätter vieler Holzgewächse, beispielsweise von *Fraxinus,* wo allerdings die Blattspur mehr als drei Bündel aufzuweisen hat, stehen dem von *Dictamnus* repräsentierten Typus nahe. Es ist auf Grund der Aufhellungsmethode über den Bündelverlauf, bei so weitgehendem seitlichem Zusammenschluss aller Blattspurbündel innerhalb der Spindel nichts Genaueres auszusagen, darum ist keine große Anzahl vermutlich hierher gehöriger Fiederblätter vergleichsweise untersucht worden.

Anatomische Untersuchungen.

Aeußere Morphologie des Blattes. Die Blätter von *Dictamnus albus* sind einfach und unpaarig gefiedert, die Blättchen sitzend, oder (in der Regel die untersten) kurz gestielt. Die Zahl der Blättchen schwankt und beträgt selten weniger als 7 und mehr als 15. Das Blättchen ist an sich schwach asymmetrisch, der Symmetrie des Gesamtorgans unterworfen. Die Spindel ist im Querschnitt halbkreisförmig und schwach geflügelt.

Anschluß des Blattes an die Achse. Wie auch Petit (1887, Seite 27) angibt, treten aus dem Achsenbündelrohr 3 Rinnenbündel aus und zwar ein mittleres II (in Fig. 22), das spätere Blattgrund-Mittelbündel, am tiefsten und zwei seitliche I und III wenig höher. Nach ihrer Ausbiegung schließt sich das Achsenbündelrohr aufs Neue und gibt wenig höher die nunmehr in der Ebene des Mittelbündels liegenden Leitungsbahnen als Bündelrohr in den Achselsproß ab.

Einzeluntersuchung des Bündelverlaufes im Blattgrund (vgl. das Schema Fig. 22). Das Schema des Blattgrundes läßt den Bau des Bündelsystems an dieser Stelle erkennen. Sowohl diese Figur, als auch die Schemata des Knotens und der Endblättchenbasis sind als rein perspektive Zeichnungen entworfen. Sie sind also nicht nach den zahlenmäßigen Befunden konstruiert. Die genauen Angaben sind aus dem Text zu entnehmen. Das Schema Fig. 24 ist im Vergleich zu den natürlichen Verhältnissen stark verkürzt gezeichnet.

Zur Einzeluntersuchung der Bündelverzweigungen und Verbindungen innerhalb des Blattgrundes wurde eine Strecke von 9690 μ in 10 μ dicke Schnitte zerlegt. Sie erstreckte sich also in vertikaler Richtung in einer Länge von nahezu 1 cm über die Auszweigungsstelle der Blattspur aus dem Achsenbündelrohr, über den Blattgrund und ein kurzes Stück des Blattstieles. Der Basalschnitt des Schemas der Fig. 24 zeigt die im Querschnitt hufeisenförmigen Rinnenbündel I, II und III. Im weiteren Verlauf wird das Mittelbündel II langsam flacher, so daß es bei 500 μ bereits eine kaum gebogene Rinne bildet. Auch die Seitenbündel I und III verändern ihre Gestalt und nähern sich mit ihren inneren Flanken mehr und mehr den Flanken des Mittelbündels, mit dem sie sich dann, wie wir sehen werden, später vereinigen. Einstweilen bleibt es bei einer starken Annäherung, der einander zugewandten Flanken. Es vollzieht sich jetzt eine weitere Veränderung des Leitungssystems dadurch, daß von χ ab die äußeren Flanken der Eckbündel I und III einander über dem Mittelbündel schnell genähert werden, sodaß die Bündelrinne sich mehr und mehr zum Rohr schließt. Die anfangs äußeren Flankenteile der Bündel I und III befinden sich auf dieser Höhe natürlich in inverser Stellung; bei μ und ν kommt es zu einer Abspaltung der inversen Bündelteile, sodaß auf dieser Höhe der Blattstiel ein Bündelrohr von 5 Einzelbündeln enthält. Die Spaltung bei μ und ν ist nur vorübergehend, das Schema läßt erkennen, wie sie bald wieder rückgängig gemacht wird. Es liegen dann also die 3 Blattspurbündel zum Rohr angeordnet vor. Bei α und β = 1500 μ kommt die oben erwähnte Flankenanlagerung der Seitenbündel an das Mittelbündel zustande. Das Bündelrohr geht dadurch in ein nahezu zum Rohr geschlossenes Rinnenbündel über. Der vollständige Schluß kommt allerdings erst bedeutend später, bei δ = 3000 μ durch Vereinigung der einander schon lange genäherten Flanken der Seitenbündel zustande. Zur Vervollständigung des Schemas ist in dasselbe bei ε und ζ die erneute Spaltung des Rohrbündels in 2 einander entgegengesetzt orientierte Rinnenbündel eingetragen. Diese Trennung ist erst bei 8400 μ hergestellt, und durch sie erhält das Leitungssystem nun die Form, die es während der Spindel-Internodien beibehält, und in der es uns in den Spindelknoten wieder entgegentreten wird.

Bisher haben wir auf die Bildung und Verzweigung der für *Dictamnus* so charakteristischen Zentralbündel nicht Rücksicht genommen, ebensowenig auf die Abgabe der kleinen Außenbündel f und g, die sich auch bei den meisten anderen hierherzustellenden Blättern finden, z. B. auch bei *Fraxinus*. Im Blattgrund fehlen Zentralbündel ebenso wie innerhalb des Achsenbündelrohres stets. Aus dem Schema ist zu ersehen, wie bei χ = 520 μ ein erstes Zentralbündel b' von der Flanke des Seitenbündels III abgezweigt und in das Innere des Bündelrohres eingebogen wird. Schon bald darauf bei λ = 560 μ erfolgt eine zweite Flankenabspaltung desselben Seitenbündels, die zur Bildung des zweiten Zentralbündels b'' führt. Auf der linken Seite wird bei φ = 760 μ und zwar ebenfalls durch Abspaltung eines Flankenteils das Zentralbündel a abgelöst. Zu den so vorhandenen Zentralbündeln, deren Zahl bei ϑ = 1100 μ durch Vereinigung der beiden rechtsseitigen auf 2 zurückgeht, kommen nun bei ψ = 1020 μ und ξ = 1150 μ zwei weitere hinzu, die vom Mittelbündel III abstammen und schließlich nach Bildung des großen Rinnenbündels ein fünftes, das aus Leitungsbahnen des Eckbündels III bei $\varkappa$ = 1620 μ gebildet wird. Die 5 Bündel sind unter einander mannigfach in Verbindung. Die beiden dem Mittelbündel entstammenden sind von π = 1640 μ bis ϱ = 3200 μ vereintläufig. Die bei $\varkappa$ und φ abgegebenen Zentralbündel erleiden beide Zweispaltung. Die Aeste des erstgenannten verlaufen ohne weitere Verbindungen und Verzweigungen bis zum Endschnitt des Schemas durch, ebenso der linke Ast des Zentralbündels a; der rechte Ast gleichen Ursprungs vereinigt sich mit dem aus der Vereintläufigkeit gelösten linken Ast des Bündels k, das Bündel b mit dem rechten Ast von k. So sind die 5 im Endschnitt gezeichneten Zentralbündel nunmehr gebildet, und es entstammt also a dem Blattspurbündel I, d und e gehen auf Bündel III zurück, und b, sowie c enthalten Tracheen des Mittelbündels und des gleichseitigen Seitenbündels III. Die Außenbündel f und g werden bei τ = 3100 μ und ω = 3150 μ aus dem oberen Rinnenbündel A abgezweigt, und zwar entstehen sie nicht durch Ablösung eines Flankenteils, sondern es tritt eine Gruppe von Leitungsbahnen mitten aus dem Verband des Bündels aus. Nach ihrer Ausbiegung schließt sich das Bündel sofort wieder. Für die Spreitenversorgung sind die Außenbündel von Bedeutung, nicht aber die Zentralbündel (siehe unten).

Einzeluntersuchung des Bündelverlaufes in einem Spindelknoten (hierzu Schema Fig. 23). In gleicher Weise wie der Blattgrund wurde ein Spindelknoten untersucht. Vergleichende Untersuchungen mittels der Aufhellungsmethode und an Handschnitten ergaben ein gleichmäßiges Verhalten des Bündelsystems bei den anderen Knoten tiefer oder höher in der Spindel. Nur das System der Zentralbündel verhielt sich verschieden. Die Zahl dieser Bündel war zuweilen 5, zuweilen betrug sie 1 oder 2. Ein völliges Fehlen konnte ich nicht beobachten.

Der Basalschnitt des Schemas Fig. 23 ist an das des Blattgrundes und Stiels (Fig. 22) nicht unmittelbar anzuknüpfen. Der Untersuchung lag ein mittlerer Knoten zugrunde. Die Schnittserie umfaßte 226 Schnitte und erstreckte sich über 2260 μ. Die angegebenen Maße beziehen sich auf die linke Seite, die Verzweigungen der rechten sind wenig verschoben und im Schema symmetrisch gezeichnet. Der Endschnitt zeigt das Leitungssystem in der gleichen Ausbildung wie der Basalschnitt, nur ist eine Reduktion der Zentralbündel von 4 auf 3 eingetreten. Was die Blättchenspur angeht, so ist sie 4 bündelig. Das Blättchen empfängt zunächst das ihm zugewandte Außenbündel f, das unabhängig vom Blättchen-Mittelbündel eintritt, nachdem es zuvor noch innerhalb der Spindel bei α einen Ast an den Teil des Mittelnervbündels abgegeben hat, der dem unteren Rinnenbündel entstammt. Die Wiederherstellung der somit aufgebrauchten Außenbündel findet oberhalb der Abgabestelle der Blattspurbündel statt und zwar derart, daß an der Bildung der Ersatzbündel f' bezw. g' je ein Ast des oberen und des unteren Rinnenbündels beteiligt ist, von diesem ausgezweigt bei β = 2180 μ, von jenem bei γ = 1540 μ, vereinigt bei δ = 2260 μ. Das untere Rinnenbündel gibt bei ε = 480 μ je einen Ast nach rechts und nach links, als Blattspurbündel ab. Das obere Spindelbündel A zerfällt in gleicher Weise bei ζ = 400 μ in einen mittleren Teil, der der Spindel verbleibt und zwei seitliche, C und D, die aber nicht wie die des unteren Bündels völlig in das Blättchen eintreten, vielmehr eine abermalige Dreispaltung erleiden. (Bei 440 μ). Die beiden äußeren Teile treten anfangs getrennt, später bei ϑ = 880 μ vereinigt in das Blättchen ein und bilden

von $\varkappa = 1120\ \mu$ ab auch mit dem Ast des unteren Spindelbündels vereinigt das Rinnenbündel des kurzen Stielchens bezw. des Blättchenmittelnerven. Das innerste Drittel m bezw. m1 der Bündel C und D verbleibt in der Spindel, verläuft bis $\lambda = 2340\ \mu$ getrennt vom oberen Mittelbündel und tritt dort erneut mit ihm in Verbindung. Von eben diesem Bündel m wird auch bei $\gamma = 2180\ \mu$ der Ast abgegeben, der zur Bildung des kleinen Außenbündels f' beiträgt, und ferner stellt es die Verbindung des Bündelrohres mit dem Zentralbündelsystem her, denn es empfängt bei $\varphi = 1730\ \mu$ einen Ast des ihm genäherten Zentralbündels a.

Im Uebrigen ist das Zentralbündelsystem innerhalb des Knotens sehr einfach. Die beiden inneren Bündel c und d gelangen bei $\chi = 2000\ \mu$ zur Vereinigung und bilden das mittlere Zentralbündel e im Endquerschnitt. Die beiden äußeren geben, wie erwähnt, einen Ast an das Bündelrohr ab, der bei $\psi = 870\ \mu$ ausgegliedert wird, der andere durchzieht den Knoten ohne Verbindung oder Verzweigung und erscheint im Endschnitt des Schemas als seitliches Zentralbündel a bezw. b.

Die Blättchenspur setzt sich also, wie wir sahen, zusammen aus einem basal gelegenen kleinen Einzelbündel f bezw. g und den drei großen Bündeln, die von ϑ ab vereinigt das Mittelnervbündel R, ein großes Rinnenbündel, bilden, dessen basaler Teil vom oberen, dessen apikaler vom unteren Rinnenbündel des Spindel-Bündelrohres stammt. Die Aufspaltung dieses Rinnenbündels R erfolgt nach dem gewöhnlichen Schema an den Flanken beginnend nach beiden Seiten hin. Aus der Asymmetrie der Blattspur konnte man auf die asymmetrische Form des Blättchens schließen, in der Tat ist die basale Hälfte gefördert. Allerdings beträgt die Förderung mehr, als das Gebiet des kleinen Außenbündels f.

Einzeluntersuchung des Bündelverlaufs in Basis und Mittelnerv des Endblättchens (Fig. 24). Wie in Bezug auf seine Stellung und seine Symmetrie unterscheidet sich das Endblättchen auch hinsichtlich der Ausbildung der Blättchenspur von den paarigen Blättchen und zwar letzteres in hohem Maße. Im Gegensatz zu jenen finden wir hier als Blättchenspur ein Rohrbündel, dessen tiefere Einbuchtungen in das Mark eine Vierzahl von Bündeln als zugrundeliegend erkennen lassen. Das zugehörige Schema (Fig. 24) ist auf Grund einer Schnittserie von 336 Schnitten von je 10 μ Dicke gewonnen. Es ist nach Handschnitten und Aufhellungspräparaten vervollständigt und wie das Schema von *Agrimonia* stark verkürzt dargestellt. Es umfaßt die meisten Seitennerven erster Ordnung des Blättchens. Zudem ist es symmetrisch gezeichnet. Außer dem Bündelrohr empfängt das Endblättchen keine weiteren Spurbündel. Die äußeren Bündel f und g sind oberhalb des letzten Knotens nicht erneuert worden und fehlen demgemäß. Das letzte Zentralbündel ist am Grunde des Stielchens in das obere Rinnenbündel eingetreten. Kurz vor Abgabe der untersten Seitennerven erster Ordnung a und a' tritt eine deutliche Trennung des Rohrbündels in 6 Einzelbündel ein: ein flaches oberes Bündel A, das dem oberen Bündel der Spindel entspricht und 5 zur Bündelrinne angeordnete Bündel, von denen je zwei seitliche nur vorübergehend getrennt sind und auf der Höhe des ersten Nervenpaares bei α wieder vereinigt werden. Von da ab haben wir somit ein oberes Bündel und entgegengesetzt 3 einstweilen noch getrennte Bündel. Zusammen bilden sie ein dichtes Bündelrohr. Die seitlichen der 3 unteren Bündel sind flache Rinnenbündel, das mittlere ist ein im Querschnitt ovales Zylinderbündel.

Die Abzweigung der Leitungsbahnen für die unteren Nerven erster Ordnung erfolgt, wie das Schema erkennen läßt, derart, daß stets ein Flankenstück A des oberen Bündels und ein ihm zugewandtes Flankenstück B des seitlichen Rinnenbündels abgegliedert werden, beide nach einer Weile zur Vereinigung gelangen (bei β) und das Leitbündel des Nerven zusammensetzen. Aus der Figur ist erkenntlich, wie diese Art der Abzweigung bis zur völligen Erschöpfung des oberen Mittelbündels A beibehalten wird, wobei natürlich gleichzeitig die seitlichen Rinnenbündel stark reduziert werden. Nach völliger Erschöpfung des oberen Mittelbündels A kommen die Seitenbündel bei γ mit dem unteren Mittelbündel erneut zu seitlichem Zusammenschluß, sodaß wir von hier ab im Mittelnerven des Endblättchens eine Bündelrinne vorfinden, wie die Seitenblättchen sie von Anfang an besitzen. Weitere Abspaltung von Seitennervbündeln erster Ordnung (d) erfolgt dann genau wie bei jenen Blättchen durch Abgliederung an den Rinnenflanken. Bei anderen vergleichsweise untersuchten Endblättchen fand sich noch ein Zentralbündel, das dann auf der Höhe des ersten Seitennervenpaares sich in das obere Rinnenbündel einfügte.

Zusammenfassung der Einzeluntersuchungen des Bündelverlaufes innerhalb des gesamten Blattes. Im Blattgrund kommt es zur Vereinigung der drei Blattspurbündel I, II und III zu einem Rinnenbündel. Durch erneute Spaltung wird unterhalb des ersten Knotens das Rohrbündel in ein oberes (A) und ein unteres Rinnenbündel (B) zerlegt. Das obere enthält Tracheen beider Blattspur-Seitenbündel, das untere Tracheen aller drei Blattspurbündel. Diejenigen des Mittelbündels II liegen in der Bündelmitte. Aus dem oberen Rinnenbündel, bezw. später aus beiden werden zwei kleinere Außenbündel f und g oberhalb des Blattgrundes und jedes Spindelknotens abgezweigt. Sie treten jeweils in die basale Hälfte der Blättchen aus. Das Hauptbündel der Blättchenspur paariger Blättchen entstammt den Flankenteilen beider Rinnenbündel. Die Abspaltung der Bündel in die Seitennerven erster Ordnung erfolgt von den Flanken des Mittelnervbündels aus. Für das Endblättchen liegen die Verhältnisse komplizierter. Hier besteht die Blättchenspur aus einem bald in 4 Rinnenbündel gespaltenen Rohrbündel. Die Seitennerven erster Ordnung werden dann von den Flanken des oberen Rinnenbündels und des Flankenbündels der unteren Bündelrinne abgegeben, solange bis nach Erschöpfung des oberen Bündels die unteren Bündel sich zu einem Rinnenbündel schließen und nun ihre Flankenteile als Seitenbündel abgeben.

Besonders zu erwähnen ist das Zentralbündelsystem, das während der ganzen Länge der Spindel ausgebildet ist, und bis zu 6 Bündel umfaßt. Die Bündel entstammen den Bündeln des Bündelrohres und stehen untereinander in weitgehender Verbindung, sie kehren in die Bündel des Rohres zurück und stellen so eine Verbindung der Rohrbündel her. Bedeutung kommt ihnen wohl nicht in dieser Hinsicht zu, sondern sie werden in erster Linie zur Ernährung des vom Bündelrohr umgebenen Parenchyms dienen.

Das Zentralbündelsystem. Es sei noch mit einigen Worten weiter auf das eigenartige Zentralbündelsystem eingegangen. Seine Bildung verfolgten wir im Blattgrund, wo wir sahen, daß von allen drei noch getrennten Blattspurbündeln Zentralbündel abgegliedert werden. Wir sahen fernerhin, daß auch weiter oberhalb noch neue Zentralbündel gebildet werden, und daß es ebenso zur Rückkehr von Zentralbündeln in die Bündel des Rohres kommt. Die Zentralbündel, die auch Petit (1887, S. 27) erwähnt, sollen Rohrbündel mit umschließendem Tracheenteil sein (vgl. Solereder 1908). Es ist das nicht stets der Fall, oft ist der Tracheenteil nicht rohrförmig ausgebildet. Die Zentralbündel sind dann also kollaterale und dann meist normal orientierte Zylinderbündel. Oft fehlt der Tracheenteil völlig, und das Leitbündel ist unvollständig. Es besteht nur aus einem von Sklerenchym umgebenen Siebteil. Die Einfügung der Zentralbündel in das Rinnenbündel vollzieht sich derart, daß die Sklerenchymscheide allmählich schwindet, während das Bündel eine Drehung erleidet, durch die es in die inverse Lage des oberen Mittelbündels A gelangt. Der anfangs den Siebteil umschließende, oder nahezu umfassende Tracheenteil nimmt die untere Hälfte des jetzt typisch kollateralen Bündels ein, und das Bündel drängt sich nun zwischen die auseinanderweichenden Leitungsbahnen des Rinnenbündels ein, oder es legt sich der Flanke jenes Bündels an. Auf die Bedeutung der Zentralbündel ist bereits oben hingewiesen. Die Tatsache, daß oft nur der Siebteil vorhanden ist, spricht weiterhin noch dafür, daß sie in erster Linie Ernährungszwecken dienen. In Sonderfällen übrigens, wenn ein Zentralbündel gerade an der Stelle sich an das Rinnenbündel anlegt, wo unmittelbar darauf ein Blättchenspurbündel abgezweigt wird, kann man feststellen, daß Tracheen des Zentralbündels mit in das Blättchen austreten.

Physiologische Versuche.

Die physiologischen Versuchen waren mit den Blättern von *Dictamnus albus* nicht auszuführen. Die Blätter erhielten bei Saugversuchen ihre Turgeszenz lange Zeit, ohne daß die Aufnahme von Farblösung zu bemerken war. Bei Druckversuchen färbte sich, wenn eins der Blattspurbündel angeschnitten war, die ganze Spreite. Entfernung einzelner Spreitenteile hatte keine Aenderung des Ergebnisses zur Folge.

V. Zusammenfassung der Ergebnisse der anatomischen Untersuchungen.

A. Vergleich der aufgestellten Typen.

1. Die Lokalisierung der Bündelverbindungen innerhalb des Leitungssystems.

Unter den 10 Typen, deren Wasserleitungssystem wir charakterisiert haben, können wir 2 Gruppen unterscheiden. Bei der ersten findet sich ein seitlicher Zusammenhang aller Wasserbahnen innerhalb des Blattgrundes, des Stiels und der Spindel, sowie innerhalb der Stielchen und Blättchenmittelnerven überall in gleichem Maße. Hierher wären die Typen *Polemonium, Sambucus, Actinomeris* und *Menyanthes* zu stellen. Auch das bei *Agrimonia* besprochene Bündelsystem der Spindel von *Sorbus* gehört zu dieser Gruppe, es weicht von dem Typus *Polemonium* nur hinsichtlich der weiter unten zu besprechenden Verzweigungsweise ab. Die zweite Gruppe, die alle anderen besprochenen Typen umfaßt, ist charakterisiert durch einen Wechsel von Zonen ohne Bündelverbindungen mit Zonen, in denen solche vorhanden sind. Hierher gehören also die Typen: *Vicia, Pimpinella, Agrimonia, Erodium, Clematis* und *Dictamnus.*

Die innerhalb der ersten Gruppen vereinigten Typen unterscheiden sich untereinander nur durch die mehr oder minder große Vollkommenheit, in der die überall gleichmäßig verteilten Bündelverbindungen hergestellt sind. Die Extreme sind *Sambucus* einerseits, wo eine fast völlige Isolierung der Einzelbündel vorliegt, und andererseits *Polemonium,* wo alle Tracheen, die in das Blatt eintreten, in einem Bündel vereinigt sind, wo die seitliche Verbindung also jederzeit durch die Strangverbindungen gesichert ist. Zwischen beiden Typen nehmen die anderen zu dieser Gruppe gehörigen eine Mittelstellung ein. Bei ihnen sind die Tracheen in mehrere Einzelbündel zusammengefaßt, zwischen denen aber ein Zusammenhang durch zahlreiche starke Bündelverbindungen hergestellt ist. Immer stehen dabei nur benachbarte Bündel in Verbindung. Der Unterschied beider Typen beruht darauf, daß bei *Menyanthes* auch die äußersten Bündel der Rinnenflanken infolge der im Stiel erfolgten Ausbildung eines Bündelrohres in Verbindung miteinander stehen. Die Eckbündel sind vereintläufig, und das so entstandene obere Mittelbündel steht mit den Nachbarbündeln zu beiden Seiten in Verbindung. Hinzu kommen die beim Typus *Menyanthes* besprochenen vorübergehenden Vereintläufigkeiten zweier Nachbarbündel.

Die Typen der anderen Gruppe, bei denen also eine Lokalisierung der Bündelverbindungen an bestimmte Stellen des Blattes erfolgt ist, unterscheiden sich voneinander zunächst durch die Wahl der Orte, an denen die Verbindungen vorkommen. Allgemein läßt sich sagen, daß bei dieser Gruppe im Blattstiel in den Spindelinternodien eventuell in den Stielchen meist Bündelverbindungen fehlen, oder doch weniger umfassend ausgebildet sind, daß dagegen der Blattgrund, die Spindelknoten und die Blättchenbasen in der Regel die Orte weitestgehender Bündelverbindungen sind.

Unter den zu dieser Gruppe gehörigen Typen lassen sich *Vicia* und *Pimpinella* dadurch gemeinsam kennzeichnen, daß ihnen die, wie wir wissen, überaus wichtige Verbindungszone im Blattgrund fehlt. Bei den anderen Typen ist sie stets vorhanden. *Vicia faba* ist im übrigen unter den zu dieser

Gruppe gehörigen Typen durch die schwächste Ausbildung der Bündelverbindungen charakterisiert. Sie sind bei *Vicia* auf die Stielchen beschränkt. Nicht nur der Blattgrund, sondern auch die Spindelknoten sind von Bündelverbindungen frei. Die Verbindung kann, da sie in das Stielchen verlegt ist, nur zwischen den Bündeln der Blättchenspur stattfinden und ersetzt in diesem Falle die sonst in der Basis handnerviger Blättchen vorhandenen Verbindungen. Ein seitlicher Zusammenhang aller Blattspurbündel ist also überhaupt nicht erreicht, abgesehen von einigen feinsten Bündelverbindungen, deren Bedeutungslosigkeit bereits besprochen ist. Unter den Typen der zweiten Gruppe nimmt somit *Vicia* eine ähnliche Stellung ein, wie *Sambucus* innerhalb der ersten Gruppe.

Bei *Pimpinella* haben wir die Lokalisierung der Verbindungen an bestimmte Zonen des Bündelsystems in noch höherem Maße durchgeführt gefunden als bei *Vicia*, da auch so untergeordnete Verbindungen, wie sie sich hier noch innerhalb der Internodien finden, bei *Pimpinella* völlig fehlen. Als weitere Orte der Bündelverbindungen kommen zu den Blättchenbasen, die den Stielchen von *Vicia* entsprechen, jetzt noch die Spindelknoten hinzu. Durch die erstgenannten Verbindungszonen ist also in gleicher Weise wie bei *Vicia* seitliche Verbindung aller Blättchenspurbündel hergestellt, es sind aber zudem innerhalb der Knoten durch den an diesen Stellen ausgebildeten Ring von Verbindungen auch alle Bündel, soweit sie an der Versorgung eines Blättchenpaares beteiligt sind, in Zusammenhang gebracht. Die direkte Verbindung ist hier durch horizontal verlaufende Tracheen nicht nur zwischen je zwei benachbarten Bündeln hergestellt, sondern findet sich auch zwischen nicht direkt benachbarten Bündeln.

Wir kommen nun zur Besprechung der Typen, bei denen schon im Blattgrund Verbindungen aller Bündel ausgebildet sind. Es sind dadurch also alle in das Blatt eintretenden Wasserbahnen gleich zu Beginn ihres Verlaufes in demselben in Zusammenhang gebracht. Die Folge davon ist, daß auch bei Entfernung einzelner Spreitenteile die Verbindung der einzelnen Blattspurbündel und ihres Verzweigungssystems nicht mehr unterbrochen werden kann. Wir haben bei all diesen Typen im übrigen die gleichen Verbindungszonen, wie bei den oben genannten, also außer dem Blattgrund die Spindelknoten und Blättchenbasen. In allen Fällen ist dabei die Verbindung der Bündel an den Knotenstellen nicht so vollkommen wie bei *Pimpinella*, sondern durch mehrere Verbindungen zwischen je zwei Nachbarbündeln erreicht. Bei allen Typen sind fernerhin auch in den Spindelinternodien Bündelverbindungen ausgebildet, dadurch, daß in ihnen Vereintläufigkeit von Bündeln verschiedenen Ursprungs vorkommt.

Agrimonia stellt unter diesen Typen den einfachsten Fall dar. Auf die Verbindungszone im Blattgrund folgt innerhalb jedes Internodiums eine Bündelspaltung und eine Strecke der Vereintläufigkeit zweier Bündel, innerhalb der Knoten die Abspaltung der einbündeligen Blättchenspur. Sämtliche Tracheenstränge der Blättchenspur sind dann weiterhin in Stielchen und Mittelnerv des Blättchens in seitlicher Verbindung.

Bei *Erodium* haben wir zunächst im Blattgrund eine Verbindungszone aller Blattspurbündel, dann nach Umbildung der Bündelrinne zum Bündelrohr eine dauernde, sowohl in den Internodien als in den Knoten durchgeführte Vereintläufigkeit der Eckbündel und fernerhin in jedem der beiden unteren Spindelknoten einen lockeren seitlichen Zusammenhang aller Bündel, die an der Versorgung des betreffenden Blättchenpaares beteiligt sind (vergl. *Pimpinella*).

Beim Typus *Clematis* ist die Zahl der Verbindungszonen weiter vermehrt, denn zu den bei den anderen Typen genannten in Blattgrund, Stiel, Internodien und Knoten kommen hier noch die Blättchenbasen hinzu, die Bündelverbindungen aller Blättchenspurbündel enthalten, und es findet sich wenigstens bei paarigen Blättchen außerdem eine Verbindungszone im Stielchen. Eigentümlich ist, daß die Vereintläufigkeit der Flankenbündel nur innerhalb der Spindelinternodien besteht und dicht unterhalb der Knotenstellen durch Spaltung des oberen Mittelbündels für die Länge des Knotens aufgehoben ist. Bei *Erodium* besteht die analoge Vereintläufigkeit der Flankenbündel auch innerhalb der Knoten.

Als letzter Typus ist *Dictamnus* besprochen. Hier haben wir wiederum eine Verbindungszone im Blattgrund und von da ab infolge der Ausbildung eines Rohrbündels bezw. zweier großer Rinnenbündel, die zum Bündelrohr vereinigt sind und beide Tracheen mehrerer Blattspurbündel enthalten, einen sehr weitgehenden Zusammenhang aller Blattspurbündel, sowohl innerhalb der Internodien und

des Stiels, als auch innerhalb der Knoten. Die Knoten stellen zudem infolge der Abzweigung der Blättchenspurbündel und deren sofortiger Vereinigung eine Verbindung aller Tracheenstränge her. Als Eigentümlichkeit kommt speziell bei *Dictamnus* das Zentralbündelsystem zur Ausbildung, das einen, wenn auch lockeren Zusammenhang der Rinnenbündel auch innerhalb der Internodien bewirkt, in der Hauptsache jedoch wohl dazu dient, das vom Bündelrohr umschlossene Markparenchym zu ernähren.

Eine besondere Ausbildung von Bündelverbindungen in den Blättchenbasen konnten wir bei allen Fiederblättern mit mehrbündeliger Blättchenspur und handförmiger Nervatur feststellen. Ist die Blättchenspur einbündelig *(Polemonium)*, so ist eine besondere Ausbildung des Leitungssystems an der Blättchenbasis natürlich nicht möglich. Ist die Blättchennervatur nicht handförmig, sondern rein fiederig, so kommt in allen von uns behandelten Fällen eine besondere Bedeutung für Verbindung der in Mehrzahl vorhandenen Blättchenspurbündel der Blättchenbasis nicht zu. Falls sich Verbindungen zwischen den Blättchenspurbündeln finden, sind sie über den ganzen Mittelnerv der Spreite verteilt (vgl. die Typen *Sambucus, Menyanthes, Dictamnus* - Endblättchen und das bei Besprechung des einfachen fiedernervigen Blattes Gesagte).

2. Die verschiedenen Arten der Abzweigung der Blättchenspur vom Leitungssystem der Spindel.

Im Blattgrund sind die Tracheenstränge stets in einer Rinne angeordnet, sei es, daß sie in einem Rinnenbündel vereinigt sind, bei einbündeliger Blattspur *(Polemonium)*, sei es, daß sie auf mehrere Bündel verteilt sind, wenn eine Bündelrinne vorliegt. Hinsichtlich der Abspaltung der Leitungsbahnen in die Blättchen lassen sich hier wie dort zwei Hauptfälle unterscheiden. Erstens die Abspaltung erfolgt stets an den Flanken der Rinne, ein weiter innen gelegener Tracheenteil oder Strang kann also stets erst dann abgezweigt werden, wenn alle äußeren Teile bereits abgegeben sind. In diesen Fällen haben wir von Flankenabgabe gesprochen. Wenn sich dieser Verzweigungsmodus in den Blättchenmittelnerven und -Seitennerven in gleicher Weise findet wie in der Spindel, so müssen notwendig die Bündelgebiete im Gesamtblatt in gleicher Reihenfolge nebeneinanderliegen, wie die sie versorgenden Tracheenstränge im Blattgrund. Wir haben dann keine Gebietsdurchkreuzung, denn die zu einem Bündel gehörigen Spreitenteile müssen notwendig eine zusammenhängende, nicht von anderen Bündelgebieten unterbrochene Fläche einnehmen. Solche Flankenabzweigungen und Hand in Hand damit solche Gebietsverteilung fanden wir bei *Sambucus, Polemonium, Actinomeris* und *Agrimonia,* also bei Typen aus beiden Typengruppen. Es ist natürlich sehr wohl auch bei dieser Art der Abspaltung möglich, daß ein Blattspurbündel an mehreren Blättchen beteiligt ist (vgl. *Sambucus).* Es müssen die ihm zugeordneten Spreitengebiete aber dann im unteren der beiden Blättchen bis zum apikalen Rande gehen, im oberen bis zum basalen Rand, sodaß beide, wenn man das geteilte Blatt als einfaches ausgebildet denkt, ein zusammenhängendes Gebiet ausmachen.

Der zweite kompliziertere Fall liegt dann vor, wenn die Abzweigung nicht ausschließlich an den Flanken der Rinne erfolgt. In diesen Fällen muß notwendig eine Durchkreuzung der Bündel stattfinden; während ein an der Rinnenflanke gelegenes Bündel ganz oder zum Teil in der Spindel verbleibt, tritt ein bisher weiter innen in der Rinne gelegener Tracheenteil oder -Strang in das Blättchen aus. Es findet sich diese Verzweigungsart bei all den Typen, bei denen wir von Bündeldurchkreuzung gesprochen haben, also bei *Vicia, Pimpinella, Erodium* und *Clematis.* In all diesen Fällen hatten wir mehrere getrennte Zylinderbündel in der Spindel, von denen die inneren schon Zweige in die Blättchen abgaben, während noch Tracheen der äußeren in der Spindel verblieben. Auch bei Vereinigung aller Leitungsbahnen in einem Bündel, also einem Fall der Typengruppe I, wie bei *Sorbus* kann solche Verzweigung vorkommen; es treten dann, wie wir sahen, mitten in der Rinne gelegene Leitungsbahnen in das Blättchen aus, während noch die Flankenteile des Rinnenbündels in der Spindel verbleiben. Die Folge dieser Verzweigungsart ist natürlich, daß die von den Bündeln versorgten Blattgebiete innerhalb der Spreite in anderer Weise nebeneinanderliegen, als die Bündel im Blattgrund, und daß weiterhin das Spreitengebiet, das direkt von einem Bündel versorgt wird, in mehrere Teile zerfällt, welche durch andere Bündelgebiete getrennt sind. Die Folge der Bündeldurchkreuzung ist also Gebietsdurchkreuzung. Daher haben wir auch letztere in allen oben genannten Fällen feststellen können.

Wir sahen, daß bei Fehlen von Bündeldurchkreuzungen notwendig die Blattspitze den in der Mitte der Blattspur gelegenen Tracheen als Versorgungsgebiet zugeteilt ist, während die flankenwärts gelegenen Tracheen auch die auf gleicher Seite gelegenen Flankenteile der Spreite versorgen. Wenn sich Bündeldurchkreuzungen finden, so läßt sich die Regel aufstellen, daß die in der Mitte der Blattspur gelegenen Tracheen die Blättchenspitzen versorgen, die an den Flanken der Blattspur liegenden Tracheen dagegen die Flankenteile der Blättchen der gleichen Seite. Nach dieser Regel ist die Gebietsverteilung z. B. bei *Clematis* durchgeführt: Blattspur-Mittelbündel II versorgt die Spitzen aller Blättchen. Das linke Blattspurseitenbündel I den linken Flankenteil des Endblättchens und die Flankenteile aller linksseitigen paarigen Blättchen, das rechte Blattspurbündel III die analogen Gebiete der rechten Blatthälfte. Nach dem gleichen Plan ist die Gebietsverteilung bei *Erodium* und *Pimpinella* durchgeführt nur mit der Abweichung, daß hier das Mittelbündel der Blattspur im untersten Fiederpaare unbeteiligt ist. Es tritt dann bei beiden Typen das nächstäußere Bündel der Blattspur bezw. des Blattstieles an seine Stelle. Bei *Vicia* ist die Verteilung in etwas anderer Weise ausgeführt. Hier versorgen die Flankenbündel der Blattspur die Flankenteile aller Blättchen der betreffenden Blatthälfte; die mittleren Spreitenteile der Blättchen werden im untereren Paare von dem nächstinneren Bündel der Blattspur, im oberen zum Teil von diesem, zum Teil vom Mittelbündel versorgt; auch hier ist das Mittelbündel an beiden Blatthälften beteiligt, die Seitenbündel nur an der entsprechenden Seite. Eine Bündeldurchkreuzung, die zur Versorgung linksseitiger Blattgebiete durch Tracheen der rechten Blattspur-Seitenbündel geführt hätte, habe ich in keinem Falle beobachtet.

Zum Schluß sei noch auf die gegenseitige Lage der Bündelgebiete innerhalb des Blättchens eingegangen. Wenn typische Fiedernervatur vorliegt, und ein Flankenteil der Blättchenspur anderen Ursprungs ist, als die übrigen Tracheen der Spur, so wird bei Flankenabspaltung das von diesem Teil versorgte Spreitengebiet eine Randzone des Blättchens darstellen, die bis in die Blättchenbasis hinabreicht und hier an den Blättchenmittelnerv grenzt. Von einem bestimmten Seitennerven erster Ordnung ab sind dann die Tracheen dieses Flankenteils erschöpft (vgl. *Sambucus*). Wenn dagegen in der Blättchenspur die auf beiden Flanken gelegenen Tracheen gleichen und zwar anderen Ursprungs sind, als die in der Mitte gelegenen, so werden notwendig erst beiderseits jene außen liegenden Tracheen in Seitennerven abgegeben, ehe die Tracheen des mittleren Teils austreten können. Wir haben also von der Blättchenbasis ab beiderseits des Mittelnerven das Versorgungsgebiet des einen Blattspurbündels, dessen Tracheen die Flanken der Blattspurbündelrinne einnahmen; man muß somit das Gebiet dieses Bündels passieren, um an der Blättchenspitze in das des anderen Blättchenspurbündels zu gelangen (Typus *Erodium*-obere Blättchen, vgl. die Nebenfiguren in Fig. 18).

Wenn im Gegensatz zu den bisher erwähnten Fällen das Blättchen handförmige Nervatur hat, wenn also die Bündel verschiedener Herkunft von der Blättchenbasis aus divergieren, so kann sich eine verschiedene Anordnung der Bündelgebiete in folgender Weise ergeben: im ersten Falle geben alle divergierenden Bündel von der Blättchenbasis an Seitenbündel ab. Die Versorgungsgebiete werden dann notwendig von der Blättchenbasis aus fächerförmig ausstrahlen, und alle bis zur Basis hinabreichen (Typus *Vicia*). Es ist aber auch, und zwar häufiger der Fall verwirklicht, daß beispielsweise das Mittelbündel der Blättchenspur in seinem unteren Teil ohne Tracheenabgabe die Spreite durchzieht und daß alsdann die ihm beiderseits benachbarten Bündel die Spreitenteile bis unmittelbar an das Mittelbündel heran versorgen. Dann wird das Mittelbündel also in seinem unteren Teile die Grenze zweier Bündelgebiete darstellen, und man muß auf dieser Gebietsgrenze gegen die Blättchenspitze vorschreiten, bis man in das Versorgungsgebiet des Mittelbündels gelangt (Typus *Pimpinella*, *Clematis*).

B. Vergleich des Bündelverlaufes in Fiederblättern, einfachen fiedernervigen Blättern und den Blättchen zusammengetzter Blätter.

Die äußere Morphologie des Blattes unterscheidet als Haupttypen unter den Dicotylenblättern solche mit Fiedernervatur und solche, deren Nervatur handförmig ist. Von den anderen Unterscheidungen

kann hier abgesehen werden. Der Unterschied der genannten beiden Haupttypen beruht darauf, daß im ersten Falle ein Hauptnerv innerhalb der Spreite ihm subordinierte Seitennerven erster Ordnung abgibt, während im anderen Falle einander koordinierte selbständige Hauptnerven in Mehrzahl von der Spreitenbasis aus divergieren (vgl. de Bary 1877 und C. v. Ettingshausen 1861).

Beide Blatttypen können nun je nach der Spreitenform sogenannte einfache oder geteilte Blätter sein. Wenn wir von den Blättern mit handförmiger Nervatur absehen, die, wie eingangs erwähnt, von Herrn Rippel untersucht werden, so bleibt uns der Vergleich von einfachen fiedernervigen Blättern mit den typischen Fiederblättern durchzuführen; außerdem soll der Vergleich auf die Blättchen der Fiederblätter ausgedehnt werden. Es sei darauf hingewiesen, daß einfache und gefiederte Blätter einander nicht unvermittelt gegenüberstehen, sondern daß sich eine ganze Reihe mehr oder minder geteilter und gelappter Formen zwischen beide Extreme stellt. Um den Vergleich beider Blattformen hinsichtlich ihres Bündelverlaufs durchführen zu können, habe ich eine Reihe einfacher Blätter mit Hilfe der Aufhellungsmethode untersucht, von *Viburnum cotinifolium* zudem eine genaue Untersuchung an Mikrotomschnittserien vorgenommen. Ehe der Vergleich mit den bei den Fiederblättern festgestellten Tatsachen gegeben werden soll, sei auf die Einzeluntersuchung der einfachen Blätter kurz eingegangen.

Es muß darauf hingewiesen werden, wie wenig im einzelnen Untersuchungen in dieser Art über das einfache Blatt vorliegen. Während die Nervatur der Blätter weitgehend beschrieben und verglichen ist, ist man in wenigen Fällen bis auf die Verzweigung der Einzelbündel innerhalb der Nerven zurückgegangen, und doch kann bei fiederiger „Nervatur“ die Ausbildung des Bündelnetzes innerhalb der Nerven noch durchaus verschieden sein. Die Mehrzahl der eingehender untersuchten einfachen Blätter (vgl. die Arbeiten von Lenfant und Sterckx über Ranunculaceen (1897) und die Angaben Deleanos (1911, S. 129) über Vitis gehören dem Typus der handnervigen Blätter an. Fiedernervige einfache Blätter finden sich mit der nötigen Genauigkeit untersucht bei A. B. Frank (1864, S. 377), wo die Gattung Quercus behandelt ist, und bei A. Col (1904) für einige Caprifoliaceen und Campanulaceen (vgl. auch Acqua 1887). Ich lasse hier zunächst den Bericht über meine Einzeluntersuchungen betreffs des Bündelverlaufes einiger weniger einfacher Blätter mit Fiedernervatur folgen.

Einzeluntersuchung des Bündelverlaufs bei *Viburnum cotinifolium*. Die Schemata in Fig. 25 und 26 sind in gleicher Weise gezeichnet wie beim Typus *Dictamnus*. Es treten in den Blattgrund bei *Viburnum* drei rinnenförmige Blattspurbündel A, B, C ein, sie sind normal orientiert, wenden also den Tracheenteil der Blattoberseite zu. Die äußersten Flankenteile der Bündel A und C werden bei $\alpha = 550\ \mu$ bezw. bei $\beta = 570\ \mu$ losgelöst und bilden dauernd isoliert die kleinen Außenbündel 1 und 9. In der Blattbasis stellen sie die untersten Seitennerven erster Ordnung dar. Nach Abgabe dieser Bündel erleiden die Rinnenbündel des Blattstiels eine starke Umbiegung ihrer Flankenteile und zwar das Mittelbündel auf beiden Flanken, die Seitenbündel nur auf der dem Mittelbündel zugewandten Seite. Die Umbiegung wird soweit durchgeführt, bis der Flankenteil völlig inverse Stellung hat, und bald darauf findet die Loslösung der inversen Bündelteile statt, beim linken Bündel bei $\gamma = 1580\ \mu$, beim Mittelbündel links bei $\delta = 1700\ \mu$, rechts bei $\varepsilon = 2160\ \mu$, beim rechten Bündel bei $\xi = 3240\ \mu$. Es stehen von dieser Stelle ab also je zwei kleine inverse Bündel links 3 und 4, rechts 6 und 7 über den Lücken zwischen den drei großen normal orientierten Bündeln 2, 5 und 8. Weiterhin tritt nun links bei $\vartheta = 1740\ \mu$, rechts bei $\varkappa = 3100\ \mu$ eine Verschmelzung der beiden inversen Bündelpaare 3 und 4 einerseits, 6 und 7 andererseits ein. Infolge ihrer inversen Lage wandten sie einander die Seite zu, die innerhalb der ursprünglichen Bündel A, B und C im Bündelinneren lag. Wenn sie also nun an dieser Seite miteinander verschmelzen, so liegen notwendig die ursprünglichen Flankenteile auch jetzt an den Flanken des vereinigten Bündels. Im Querschnitt finden sich also nun 5 Leitbündel. Die beiden oberen inversen Bündel entfernen sich voneinander, indem sie den peripheren Flanken der unteren Eckbündel 2 und 8 zustreben. Noch ehe sie aber diese erreichen, kommt Vereinigung der drei unteren Bündel zu einem großen Rinnenbündel zustande. Das linke Eckbündel 2 erreicht das Mittelbündel bei $\lambda = 1780\ \mu$, das rechte erst bei $\nu = 3300\ \mu$. Von $\chi = 3640\ \mu$ ab enthält dann der Blattstiel nur noch ein einziges Rinnenbündel, da nun auch der Anschluß der Bündel 3 + 4 an 2, sowie 6 + 7 an 8 erfolgt ist. Bei $\pi = 4200\ \mu$ ab haben sich die Flanken des Rinnenbündels einander soweit genähert, daß es zum Zusammenschluß kommt. Es liegt von nun ab, ein alle Leitungsbahnen, abgesehen von den Außenbündeln 1 und 9, umfassendes Rohrbündel vor.

Betrachten wir die Vorgänge, die bei der Abgabe von Seitennerven erster Ordnung stattfinden. Von der Spreitenbasis ab ist, wie das Schema Fig. 25 es noch erkennen läßt, das Rohrbündel aufs neue und für dauernd in zwei Rinnenbündel gespalten, und zwar lassen die im Basalschnitt und Endschnitt des Schemas gleichen Zahlenbezeichnungen erkennen, daß beide Rinnen Tracheen aus allen drei Blattspurbündeln enthalten und außerdem, daß in beiden Bündeln die Leitungsbahnen des Mittelbündels B die Mitte einnehmen und von denen der Eckbündel A und C umgeben sind: Im oberen Mittelbündel 5 zwischen 2 und 8, im unteren 4 und 6 zwischen 3 und 7. Die Abgliederung der Seitennervbündel erfolgt nun folgendermaßen: Ein Flankenteil a des unteren Bündels löst sich los, krümmt sich zu einem kleinen Rinnenbündel und strebt in konstantem

Winkel von dem Mittelbündel fort. Nun folgt Ablösung eines oder zweier Leitbündel vom oberen Rinnenbündel; vereinigt laufen beide (b) eine kurze Strecke invers über dem unteren Bündel a, dann aber erleidet das aus ihnen gebildete obere Bündel des Seitennerven eine Drehung um seine Längsachse und zwar so, daß der bisher dem Blattrand zugekehrte Teil des Bündels nunmehr an die dem Mittelnerven benachbarte Seite zu liegen kommt. Gleichzeitig mit dieser Drehung ist das anfangs über dem unteren Bündel a verlaufende Bündel in gleiche Höhe mit jenem gekommen, und nach kurzer Zeit vereinigen sich die beiden nun normal gelagerten Bündel a und b an den einander zugewandten Flanken und bilden das Rinnenbündel c, das von hier ab dem Seitennerven erster Ordnung zukommt. Von ihm werden nun durch einfache Flankenabgliederung die Bündel der Nerven höherer Ordnung abgezweigt. Es empfängt also jeder Seitennerv erster Ordnung Leitungsbahnen beider Mittelnervbündel I und II, und diese entstammen infolge der besprochenen Zusammensetzung der beiden Rinnenbündel in den unteren Seitennerven aus Tracheen des betreffenden Eckbündels A bezw. B (in Fig. 25). Gegen die Blattspitze zu, wenn die Flankenteile der beiden Mittelnervbündel erschöpft sind, werden dann nach beiden Seiten die mit 5 und 4 bezw. 6 bezeichneten Bündelteile abgegeben, also Leitelemente, die ihrem Ursprung nach dem Mittelbündel entstammen. Im Gebiet des Blattes sind die von den verschiedenen Bündeln versorgten Regionen somit in gleicher Weise angeordnet wie die versorgenden Leitungsbahnen im Blattgrund.

Zusammenfassung der Ergebnisse der Einzeluntersuchung bei *Viburnum cotinifolium*. Bei *Viburnum cotinifolium* gehen aus den drei Blattspurbündeln innerhalb des Blattstiels zwei Rinnenbündel hervor, von denen das untere die mittleren Tracheenstränge aller drei Blattspurbündel, das obere die Tracheenstränge der Flankenteile aller Blattspurbündel enthält. Ein Gegensatz zwischen den Abgabestellen der Bündel für die Nerven erster Ordnung und den dazwischenliegenden „Mittelnerv-Internodien“ hinsichtlich des Vorkommens von Bündelverbindungen ist nicht ausgebildet. Die Abgabe erfolgt an den Flanken beider Rinnenbündel, sodaß die Flankenteile aller Blattspurbündel abgespalten sind, ehe die mittleren Teile zur Abzweigung gelangen.

Untersuchungen einiger weiterer einfacher Blätter. Der Bündelverlauf innerhalb des einfachen Blattes kann jedoch auch bedeutend einfacher sein, sodaß die Nervatur eine genaue Wiedergabe der Bündelverzweigung ist. Dieser Fall scheint, soweit ich nach der immerhin geringen Zahl der untersuchten einfachen Blätter unter Berücksichtigung der vorliegenden Literatur beurteilen kann, relativ häufig zu sein. Er findet sich beispielsweise bei *Rhodothypos kerrioides*. Wir haben hier drei Einzelbündel im Blattgrund und dicht oberhalb desselben Vereinigung zu einem Rinnenbündel. Es ist also von dieser Vereinigungsstelle ab weitgehendster Zusammenhang aller Tracheenstränge hergestellt. Die Abgabe von Seitenbündeln besteht einfach darin, daß nach beiden Seiten die Flankenteile des Bündels losgelöst und abgebogen werden. Der Typus ist so einfach, daß nichts weiter hinzugefügt werden muß. Wieder anders liegen die Verhältnisse z. B. bei *Heliopsis scabra*. Hier haben wir eine vielbündelige Blattspur, und die Bündelzahl bleibt innerhalb des Stiels erhalten. Im Mittelnerv nimmt sie dann gegen die Blattspitze hin dadurch ab, daß ein oder mehrere an den Flanken der Bündelrinne gelegene Bündel oder auch Flankenteile von Eckbündeln in die Nerven erster Ordnung austreten. Ueberall finden sich zwischen den Einzelbündeln der Rinne zahlreiche Bündelverbindungen geringeren und größeren Umfanges. Auch hier genügen diese kurzen Angaben, um einen Einblick in das Bündelsystem zu gewähren.

Es kann im Blattstiel einfacher Blätter auch zur Bildung oberer inverser Mittelbündel kommen, wie wir es z. B. in den Blättchen von *Erodium* fanden. Das Bündelsystem kann alsdann hochgradige Komplikationen erleiden. Ein gutes Beispiel dafür ist die Gattung *Quercus*, hinsichtlich deren auf die Arbeit von Frank (1864) hingewiesen sein mag. Sehr eigenartig liegen auch die Verhältnisse im Blatt von *Rumex acetosa*, das ich näher untersuchte. Es würde zu weit führen, darauf im einzelnen einzugehen, vielmehr wollen wir uns mit diesen Angaben hinsichtlich des Bündelverlaufes in einfachen Blättern begnügen und zum Schluß den Vergleich dieser Befunde mit den Ergebnissen unserer Untersuchung von Fiederblättern ziehen.

Auf einen in seiner Bedeutung nicht zu unterschätzenden Unterschied des einfachen und des gefiederten Blattes ist die übliche Unterscheidung gegründet, nämlich auf die bei letzterem eingetretene Zerteilung der Blattspreite. Während alle Bündelgebiete im einfachen Blatt derselben Spreitenfläche angehören, also durch das Bündelnetz der Spreite in seitlichem Zusammenhang stehen, ist beim Fiederblatt ein solcher Zusammenhang nur noch zwischen den Bündelgebieten eines und desselben Blättchens möglich. Er besteht also z. B. bei *Vicia* zwischen Bündel 5 und 4, nicht aber zwischen Bündel 2 und

2 a, oder 2 und 4. Es ist ersichtlich, daß die Spindelknoten die letzten Orte sind, an denen seitlicher Zusammenhang der in verschiedene Blättchen austretenden Bündel und der in der Spindel verbleibenden noch möglich ist. Innerhalb der Spreitenteile ist er nicht mehr herzustellen. Auf diesen Umstand mag es zurückzuführen sein, daß die Spindelknoten als Orte seitlicher Verbindung die komplizierte Ausbildung des Bündelsystems haben, wie wir sie z. B. bei *Pimpinella*, *Clematis*, *Erodium* feststellen konnten. Vergleichen wir damit die Verhältnisse bei den einfachen fiedernervigen Blättern. Infolge des Zusammenhanges aller Bündelgebiete, wie er durch die einfache Spreite gewährleistet wird, haben die Verzweigungsstellen des Mittelnerven nicht die Bedeutung, wie die Knotenstellen der Spindeln bei Fiederblättern. In Uebereinstimmung damit fehlt ihnen die hervorragende Ausbildung von Bündelverbindungen, wie sie sich in den Knoten der Blattspindeln findet. Es ist kein Gegensatz zwischen „Mittelnerv-Knoten" und „Mittelnerv Internodien" hinsichtlich des Vorkommens von Bündelverbindungen. Wir erinnern uns, daß wir auch bei den typischen Fiederblättern eine Reihe von Fällen fanden, in denen ein solcher Gegensatz fehlte (Gruppe I) nämlich solche, in denen seitliche Verbindung aller Blattspurstränge dauernd in gleichem Maße gewährleistet war. Es ist von Interesse festzustellen, daß die für Fiederblätter dieser Art gefundenen Typen des Bündelsystems innerhalb der Spindel sich in ganz analoger Weise innerhalb des Mittelnerven einfacher fiedernerviger Blätter wiederfinden. Einen wesentlichen Unterschied zwischen dem Typus *Polemonium* und dem für einfache Blätter bei *Rhodothypos* Gesagten ist nicht vorhanden. Wir haben bei beiden Zusammenfassung aller Tracheenstränge der Blattspur in ein einziges Bündel. Das Bündelsystem, wie wir es bei *Viburnum cotinifolium* kennen lernten, entspricht mit geringen Abweichungen den bei *Dictamnus* charakterisierten Verhältnissen. Wir haben hier eine dauernde Vereintläufigkeit wenigstens je mehrerer Teile der Blattspurbündel innerhalb der Internodien und in den Knoten dann infolge Beteiligung beider Rinnenbündel an der Bildung der ausgezweigten Bündel stets eine Verbindung aller Blattspurstränge. Endlich herrscht völlige Uebereinstimmung zwischen dem bei *Actinomeris* und *Heliopsis* durchgeführten Prinzip, wo wir also zahlreiche starke Bündelverbindungen zwischen den Blattspurbündeln finden. Eine so völlige Trennung der Einzelbündel wie innerhalb der Spindelknoten und Internodien bei *Sambucus* fand ich bei einfachen Blättern nicht.

Vergleichen wir schließlich den Bau des Bündelsystems bei einfachen Blättern mit dem in den Blättchen der Fiederblätter. Es zeigt sich eine weitgehende Uebereinstimmung. Die Blättchen der Fiederblätter verhalten sich, soweit sie fiedernervig sind, durchaus wie einfache fiedernervige Blätter. z. B. ist kein Unterschied hinsichtlich des Bündelverlaufs im Mittelnerven der Blättchen von *Agrimonia* und des Blattes von *Rhodothypos*. Es handelt sich übrigens in beiden Fällen um Rosaceen. Andererseits erinnern die Verhältnisse im Endblättchen von *Dictamnus* sehr an das für *Viburnum* Gesagte, während die paarigen Blättchen derselben Pflanze sich andrerseits wie das Blatt von *Rhodothypos* verhalten, also hinsichtlich des Bündelsystems erheblich einfacher sind als das Endblättchen. (vgl. die Schemata für *Dictamnus*, Fig. 23 und Fig. 24)

In sehr vielen Fällen freilich sind die Blättchen der Fiederblätter handnervig, und ein Vergleich mit den einfachen fiedernervigen Blättern ist vorerst nicht durchzuführen. An der Hand der Arbeit von Herrn Rippel wird sich dann erst sagen lassen, ob und wieweit eine Beziehung zwischen dem Bau der Leitungsbahnen bei einfachen handnervigen Blättern und dem der handnervigen Blättchen von Fiederblättern festzustellen ist.

VI. Zusammenfassung der Ergebnisse der physiologischen Untersuchungen.

Die Methoden, nach denen die physiologischen Untersuchungen vorgenommen wurden, sind im Kapitel III beschrieben. An dieser Stelle wollen wir auf die Bedingungen, wie sie bei den verschiedenen Versuchsanordnungen innerhalb des Versuchsblattes vorliegen, noch einmal genauer eingehen und unsere Beobachtungen über die Wirkungsweise und damit die Bedeutung der Bündelverzweigungen- und Verbindungen unter den verschiedenen Versuchsbedingungen zusammenstellen. Zum besseren Verständnis ist eine rein schematische Figur 27 beigegeben. a und b stellen zwei Blattspurbündel mit ihren Verzweigungen a_1, a_2 und b_1, b_2 dar. w_1 bis w_4 bezeichnen Wasserspaltenapparate. Die Verbindungen α bis δ stellen Bündelverbindungen dar und zwar Bündelbrücken.

1. Saugversuche.

Gleichmäßige Transpiration, annähernd gleichmäßiger Druck. Bei den kurz als Saugversuche bezeichneten Versuchen haben wir innerhalb der Leitungsbahnen des Blattes folgende Verhältnisse: der Eintritt der Flüssigkeit in die Blattspurbündel vollzieht sich unter der Wirkung zweier Kräfte, erstens der Saugung, die die Parenchymzellen des Blattes infolge der Transpiration ausüben und zweitens des Atmosphärendruckes bezw. in den für die Farblösung nicht direkt zugänglichen Bahnen (a) des geringen Ueberdrucks von 1,20 m Wasser. Der Ueberdruck in diesen Leitungsbahnen gewährleistet nur eine sichere Versorgung der für den Farbstoff nicht direkt zugänglichen Leitungsbahnen (a_1, a_2) mit Wasser und ist für die Verteilung des Farbstoffes nicht von Bedeutung. Unsere Versuche ergaben, daß unter diesen Bedingungen, das heißt also beim Fehlen eines Druckgefälles zwischen zwei einander berührenden oder durch Bündelbrücken miteinander verbundenen Bahnen kein merklicher Durchtritt einer wässrigen Eosinlösung oder einer verdünnten Lösung von Eisenchlorid durch die Tüpfelschließhäute stattfindet. Im Schema: sind a, a_1, a_2 wassererfüllt b, b_1, b_2 farberfüllt, so vermitteln α und β keinen Austausch. Wenn wir beispielsweise bei *Pimpinella* das Mittelbündel der Blattspur für Eosin öffnen, so findet unter diesen Versuchsbedingungen kein Durchtritt der Farblösung in die benachbarten Bündel statt, trotz der wiederholten Verbindungen der Bündel, denn das Nachbarbündel ist vom Blattgrund aus mit Wasser erfüllt, und unter Wirkung der Transspirationssaugung der von ihm versorgten Spreitenteile wird nur Wasser von unten durch die offenen Bahnen des Seitenbündels nachgesaugt, nicht aber Farbstofflösung auf dem Wege durch die Ringverbindungen her, wobei die Farbstofflösung ihren Weg durch die Tüpfelschließhäute nehmen müßte. Die Folge dieser Tatsache ist, daß wir innerhalb des Endblättchens von *Pimpinella,* wie in dem Schema Fig. 12 ersichtlich ist, eine Färbung nur in der Blättchenspitze erhalten, während die Randzonen farblos bleiben. Man darf aus den Ergebnissen dieser Versuche schließen: wenn ein Blatt in seiner ganzen Spreite gleichmäßig transpiriert und alle zuleitenden Wasserbahnen von der Wurzel aus unter gleichem Druck Wasser erhalten, so wird von jedem Blattspurbündel ein bestimmtes Gebiet der Blattspreite versorgt. Aehnliches gilt je nach dem Bau des Spreitenbündelnetzes auch für die Seitenzweige

der Blattspurbündel. Es gibt also unter diesen Verhältnissen nicht jedes Bündel an alle Blattteile Wasser ab, sondern bevorzugt bestimmte Gebiete.

Es muß zum Schluß mit Hinweisung auf das bei Versuchsreihe 3 weiter unten Gesagte darauf aufmerksam gemacht werden, daß auch bei diesen Versuchen durch aktive Transpirations-Saugung Eosinlösung durch die Tüpfelschließhäute der Tracheiden innerhalb der letzten Maschen des Spreitenbündelnetzes hindurchgesaugt wird.

2. Druckversuche.

Ungleichmäßiger Druck infolge Einpressung der Farblösung; a) bei völlig verhinderter Transpiration (Versuchsreihe 2a); b) bei gleichmäßiger Transpiration (Versuchsreihe 2).

Andere Verhältnisse herrschen innerhalb des Blattes unter den Bedingungen, wie die Druckversuche sie herstellen. Wir erinnern uns, daß bei diesen Versuchen in einen Teil der Leitungsbahnen z. B. eines der Blattspurbündel (b) Farbstofflösung unter starkem Ueberdruck eingepreßt wird, während andere Blattspurbündel (a) verschlossen sind. Damit überhaupt ein Eintritt der Farblösung von den geöffneten Tracheen aus in die wassererfüllten Bahnen möglich ist, muß das in ihnen enthaltene Wasser aus den rings geschlossenen Bahnen entfernt werden können. Entweder muß es aus den Wasserspaltenapparaten (w) ausgepreßt werden, was geschieht, wenn die Transpiration völlig verhindert, oder stark eingeschränkt ist (Versuchsreihe 2 a), oder es muß durch die Transpiration entfernt werden (Versuchsreihe 2). Schließlich kann es auch bei Sprengung der Tracheenwände zu einem Austritt in die Intercellularräume des Mesophylls kommen. Bei verhinderter Transpiration (Versuchsreihe 2 a) wird unter Wirkung des Quecksilberüberdruckes das Wasser durch alle diejenigen Bahnen strömen, die in offener oder halboffener Verbindung mit den Abflußstellen (Wasserspaltenapparaten) stehen. Im anderen Falle (Versuchsreihe 2) wird der Weg des Wassers in der Hauptsache bestimmt werden durch die am stärksten transpirierende Stelle. Da in den angestellten Versuchen entweder gleichmäßig starke Transpiration (Versuchsreihe 2) oder Auspressung durch alle Wasserspaltenapparate eventuell Austritt der Farblösung in die Intercellularräume stattfand (Versuchsreihe 2 a), so mußte sich die Spreite in ihrer ganzen Ausdehnung färben, und die Ergebnisse unserer Versuche lehrten uns in der Tat: Bei Einpressen von Farblösung unter starkem Ueberdruck in eines der Blattspurbündel (b) findet, wenn nur die Möglichkeit zu gleichmäßiger Transpiration oder zum Wasseraustritt aus den Wasserspalten in allen Blattteilen gegeben ist, ein Durchtritt der Farblösung unter Wirkung des Ueberdruckes durch die Tüpfelschließhäute hindurch aus den unter Druck stehenden Tracheen in die anderen Bahnen statt. In unserem Schema: a ist verschlossen, in b wird Farblösung eingepreßt. Die Farblösung geht durch die offenen Bahnen b, b_1, b_2, aber auch durch die Brücken α, β, γ in die Bündel a, a_1, a_2. Wenn also in dem oben gewählten Beispiel bei *Pimpinella* das Mittelbündel geöffnet ist und die Farblösung etwa unter 30 cm Quecksilberdruck in dies eine Bündel eingepreßt wird, so tritt sie durch die Tüpfelschließhäute hindurch in die Tracheen der Verbindungsringe ein und wiederum durch die Schließhäute in die Tracheen der Spindelbündel. Sie gelangt also dann auch in die Blättchen, in die das Mittelbündel selbst keine Tracheen entsendet.

Die Versuche der Reihen 2 und 2 a gestatten also folgenden Schluß: Wenn durch die Wirkung der Wurzel in einem der Blattspurbündel eines Blattes ein Ueberdruck zustande gebracht würde (was bis jetzt noch nicht beobachtet worden ist), so würde dies eine Bündel der Blattspur das ganze Blatt gleichmäßig mit Wasser versorgen können, sofern nur Verbindungen irgendwelcher Art zwischen ihm und den anderen Blattspurbündeln vorhanden sind und die Transpiration bezw. die Möglichkeit des Wasseraustrittes in allen Gebieten gleichmäßig wäre. Würde die Transpiration ungleichmäßig sein, so würde unter allen Umständen der Wasserstrom durch alle Verbindungen von dem unter stärkem Druck stehenden Leitbündel sich an die Stelle bedeutendster Transpiration hinbewegen.

3. Versuche bei gleichmässiger Transpiration und ungleichmässigem Druck infolge teilweiser Unterbrechung der direkten Wasserzufuhr.

Ein Druckgefälle, wie wir es bei dem letztbeschriebenen Fall zwischen zwei Blattspurbündeln hatten, kann aber noch auf eine andere Weise experimentell hergestellt werden, ein solches kommt nämlich auch zustande bei der Versuchsanordnung, die im III. Kapitel unter 3 beschrieben ist. Alle Blattspurbündel (a und b) stehen mit ihrem unteren Ende in der Farblösung. Ungehindert findet in der ganzen Spreite Transpiration statt und unter ihrem Einfluß gleichmäßige Saugung. Ein Teil der Blattspurbündel (a) aber ist oberhalb des Flüssigkeitsspiegels durchschnitten. Die nichtdurchschnittenen Bahnen werden unter Wirkung der Transpirationssaugung ihre Gebiete direkt mit Farblösung versorgen. Die durchschnittenen Bahnen, denen durch Transpiration in gleicher Weise Wasser entnommen wird, dagegen können auf direktem Weg von unten keine Farblösung nachsaugen. Luft wird von unten nicht nachgesaugt werden infolge des relativ großen Widerstandes, den sie beim Eintritt in die engen Tracheen überwinden müßte. Die Versuche ergaben, daß unter diesen Bedingungen in die unten durchschnittenen Tracheen seitlich aus den mit Farblösung erfüllten Nachbartracheen die Farbstofflösung durch die gemeinsamen Tüpfelschließhäute hindurchtritt und somit auch die Gebiete rötet, die auf direktem Wege keine Farblösung bekommen können. Im Gegensatz zu den Versuchen der Reihe 2 a tritt der Farbstoff jetzt nicht infolge des Druckes, sondern unter der Wirkung der aktiven Saugung des Parenchyms infolge der Transpiration durch die Tüpfelschließhäute hindurch. In unserem Schema Fig. 27: a ist durchschnitten, durch b wird Farblösung aufgesaugt, sie geht alsdann durch die offenen Bahnen b, b_1, b_2, aber auch durch die Brücken α, β in die Bündel a, a_1, a_2. Wenn also beispielsweise bei *Pimpinella peregrina* das Mittelbündel der Blattspur unterhalb des ersten Knotens durchschnitten ist und das ganze Blatt gleichmäßig transpiriert, so röten sich alle Spreitenteile, auch diejenigen, die von den Seitenzweigen des Mittelbündels versorgt werden. Diese Gebiete üben infolge der Transpiration eine so starke Saugung auf die mit ihnen in Berührung stehenden farbstofferfüllten Tracheen anderer Bündel aus, daß unter Wirkung dieser Saugung der Farbstoff durch die trennenden Tüpfelschließhäute hindurch in die Tracheen des Mittelbündels eintritt. Es ist selbstverständlich nötig, daß eine seitliche Verbindung irgend welcher Art zwischen den farbstofferfüllten und den unten durchschnittenen Tracheen vorhanden ist. Wenn beispielsweise bei *Sambucus* die Blattspurbündel der linken Blatthälfte in die Eosinlösung tauchen, die übrigen Blattspurbündel aber durchschnitten sind, so kann infolge der schlecht wirksamen wenigen Bündelverbindungen, durch die die Blattspurbündel in Zusammenhang stehen, eine Färbung der rechten Blatthälfte nicht erfolgen. Ebenso muß sie bei *Vicia* unterbleiben, wenn außer dem Mittelbündel und den rechten Seitenbündeln der Blattspur die Stielchen der linken Blättchen durchschnitten sind. Es ist auch dann, wie das Schema Fig. 8 zeigt, keinerlei Verbindung mehr zwischen den farbstofferfüllten Leitbündeln der linken Blatthälfte und den Bündeln, die die rechten Blättchen versorgen. In unserem Schema (Fig. 27): Wenn von der Spreitenspitze ab bis unterhalb α die Spreite zwischen a und b durchschnitten ist, so kann keine Farblösung mehr von b nach a gelangen. Wir können also aus den Ergebnissen dieser Versuche für die in der Natur vorliegenden Verhältnisse folgern: Wenn ein Teil der Blattspurbündel, oder bestimmter Seitenzweige derselben verletzt oder unwegsam wird (z. B. durch Knickung eines Blattstieles), so wird doch die ganze Spreite von den übrigen in normaler Weise wirksamen Blattspurbündeln versorgt werden können, wofern nur Verbindungen irgendwelcher Art zwischen den unterbrochenen und den intakten Bahnen oberhalb der Unterbrechungsstelle bestehen. Natürlich ist es notwendig, daß die Verbindungen so stark sind, daß genügend Wasser hindurch kann.

4. Versuch bei gleichmässigem Druck und ungleichmässiger Transpiration.

An letzter Stelle sei hier noch ein Versuch beschrieben, der folgendermaßen ausgeführt wurde. Zur Verwendung kam der für Saugversuche benutzte Apparat (Fig. 2). Ein Blatt von *Pimpinella peregrina* wurde so in den Apparat eingesetzt, daß alle Blattspurbündel in den kurzen, wassererfüllten

Schenkel des U-Rohres eintauchten und das Mittelbündel innerhalb der Eosinlösung durchschnitten. Außerdem wurden durch Stanniolumhüllung die oberen Blättchen, an deren Versorgung das Mittelbündel beteiligt ist, bis auf eins völlig an der Transpiration gehindert. Die Verhältnisse, die dann in dem Versuchsblatt vorliegen, sind die folgenden: alle Wasserbahnen stehen unter dem gleichen Druck einer Atmosphäre bezw. dem geringen Wasserüberdruck, der, wie erwähnt, nicht von Bedeutung ist. In allen Blättchen, vom untersten Paare abgesehen, stehen Spreitenteile durch die Leitungsbahnen des Blattspur-Mittelbündels mit der Eosinlösung in direkter Verbindung, aber nur in dem einen nicht umhüllten Blättchen kann Transpiration stattfinden. Es kann also nur in dieses Blättchen die Eosinlösung nachgesaugt werden, und die anderen Spreitenteile müssen völlig farblos bleiben, auch dann, wenn sie in direkter Verbindung mit dem Mittelbündel stehen. (Es ist natürlich nötig, daß durch die Stanniolumhüllung die Transpiration völlig verhindert wird).

Bei einem zweiten Versuche, in dem ebenfalls das Mittelbündel der Blattspur innerhalb der Eosinlösung durchschnitten ist, verschließen wir alle anderen Blattspurbündel in der Weise, wie es bei den Druckversuchen in Kapitel III angegeben ist, und umhüllen nun alle Blättchen bis auf die des untersten Paares mit Stanniol. Es gelangt nunmehr unter Wirkung der Transpirationssaugung des untersten Blättchenpaares Eosinlösung in diese Spreitenteile, trotzdem eine direkte Verbindung zwischen dem Mittelbündel und dem untersten Blättchenpaare nicht besteht. Die Farblösung muß bis zum zweiten Knoten durch das Mittelbündel aufsteigen; sie wird dann hier durch die Tüpfelschließhäute hindurch in die Tracheen des Verbindungsringes gesaugt und gelangt aus ihnen wieder durch Schließhäute hindurch in die Tracheen der Seitenbündel. Durch diese absteigend tritt sie dann in die Spreite der untersten Blättchen ein und färbt sie in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmäßig. Die mit dem Mittelbündel in direkter Verbindung stehenden Spreitenteile der oberen, nicht transpirierenden Blättchen können keinen Farbstoff erhalten. Dieser Versuch berechtigt zu dem Schluß: Wenn innerhalb eines Blattes ungleichmäßige Transpiration herrscht, so wird das stark transpirierende Spreitengebiet besonders stark mit Wasser versorgt, und es vermag, wenn seine direkten Zufuhrbahnen nicht oder nicht genügend Wasser zuleiten, auch aus den Leitungsbahnen, die zu schwächer transpirierenden Spreitenteilen führen, Wasser durch aktive Saugung zu entnehmen.

Nach dem, was wir in diesem Kapitel kennen gelernt haben, dürfen wir also wohl sagen: Ein Blatt ist umso besser eingerichtet, je vollkommener der seitliche Zusammenhang seiner Wasserleitungsbahnen in Blattgrund, Stiel, Spindel und Blättchenbasen hergestellt ist. Umsoweniger leicht nämlich werden bei Verletzungen irgend welcher Art, wie sie in der Natur eintreten können, alle innerhalb der oben genannten Blattteile befindlichen Bündelverbindungen zwischen den Blattspurbündeln und ihren Abzweigungen unterbrochen werden können. Auch wenn wir die Wirkungsweise des Spreitenbündelnetzes berücksichtigen, sind, wie wir sahen, die in Stiel und Spindel vorkommenden Bündelverbindungen für die gleichmäßige Versorgung der ganzen Blattspreite von besonderer Wichtigkeit.

Unter den von uns im Kapitel IV charakterisierten Typen ist *Sambucus* der wenigst vollkommene, denn selbst wenn alle Bündelverbindungen, die sich zwischen den Blattspurbündeln in Stiel und Spindel finden, erhalten sind, findet eine Ausbreitung der Farbstofflösung aus dem Versorgungsgebiet eines Blattspurbündels in das eines anderen nur in sehr untergeordnetem Maße statt. Viel vollkommener ist der Zusammenhang aller Blattspurbündel bei *Pimpinella peregrina*. Es kann hier auch von einem einzigen dieser Bündel aus die Versorgung aller Spreitenteile stattfinden. Immerhin ist es auch bei diesem Typus noch relativ leicht möglich, bestimmte Blattgebiete von der Verbindung mit einzelnen Blattspurbündeln abzuschneiden. Am besten sind Typen wie *Polemonium* oder auch *Clematis* gebaut. Bei ihnen ist der Zusammenhang aller Wasserleitungsbahnen so gut hergestellt, daß trotz der weitgehendsten Unterbrechungen der Zufuhrbahnen die ganze Blattspreite gleichmäßig versorgt werden kann, selbst wenn nur ein kleiner Teil der Blattspurstränge funktionstüchtig geblieben ist.

Literaturverzeichnis.

Acqua, C. Sulla distribuzione dei fasci fibrovascolari nel loro decorso dal fusto alla foglia, Annuario del R. instituto botanico di Roma 1887.

de Bary, A. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, Leipzig 1877.

Boshart, K. Beiträge zur Kenntnis der Blattasymmetrie und Exotropie, Flora 1911. S. 11.

de Candolle, C. Anatomie comparée des feuilles. Mém. de la soc. des sciences phys. et nat. de Genève, Bd. XXVI.

Col, A. Disposition des faisceaux dans la tige et les feuilles de quelques Dicotylédones, Ann. des sciences nat. 8. Sér. Bd. XX 1904.

Courchet. Les Ombellifères, Thèse, Montpellier 1882.

Courchet. Études anatomiques sur les Ombellifères, Ann. des sciences nat. 6. Sér. Bd. XVII 1889, p. 168.

Deinega, V. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefäßbündel, Flora, Bd. 85 1898, p. 439.

Deleano, Nikolaus, T. Ueber die Ableitung der Assimilate durch die intakten, die chloroformierten und die plasmolysierten Blattstiele der Laubblätter. Jahrbücher für wissensch. Botanik 1911, p. 129.

Eichler, A., W. Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes. Diss. Marburg 1865.

v. Ettingshausen, C. Die Blattskelette der Dicotyledonen, Wien 1861.

v. Faber, F., C. Die Entwicklungsgeschichte der bikollateralen Leitbündel von Cucurbita pepo. Ber. d. d. bot Ges. Bd. XXII, 1904, p 296.

Frank, A., B. Ein Beitrag zur Kenntnis der Gefäßbündel. Bot. Zeitung 1864, p. 377.

Geneau de Lamarlière. Recherches morphologiques sur la famille des Ombellifères Thèse, Lille 1893.

Haberlandt, G. Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl., Leipzig 1909.

Jost, L. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Jena 1908.

Lenfant, C. Contribution à l'anatomie des Renonculacées: Le genre Thalictrum. Archives de l'institut botanique de l'Université de Liège. Bd. 1. 1897.

Mansion, A. Le Thalictrum flavum, Archives de l'inst. bot. de l'Univ. de Liège. Bd. 1. 1897.

Meyer, Arthur. Erstes microscopisches Praktikum. 2. Aufl. Jena 1907.

Molisch, H. Das Offen- und Geschlossen-Sein von Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode, Zeitschrift für Botanik IV. 2 S. 106, 1912.

Müller, Karl. Ueber phloëmständige Sekretkanäle der Umbelliferen und Araliaceen Ber. d. d. bot. Ges. 1888, p 20.

Perrot. Im Journal de Botanique 1897, p. 195.

Perrot. Anatomie des Ményanthées. Bull. de la soc. bot. 1897 a, p. 340.

Petit, Louis. Le pétiole des Dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxinomie. Mém. de la soc. des sciences phys. et nat. à Bordeaux. 3. Sér. Bd. III 1887.

Petit, Louis. Nouvelles recherches sur le pétiole des Dicotylédones. Actes de la soc. Linnéenne de Bordeaux. Bd. 43 1889.

Plitt, K. Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Blattstiels der Dicotyledonen, Diss. Marburg, 1886.

Prantl. Studien über Wachstum, Verzweigung und Nervatur der Laubblätter, insbesondere der Dicotylen. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. I 1883, p. 284.

Reichardt. Gefäßbündelsystem einiger Umbelliferen. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. der Wiss. Math.-Naturwiss. Kl. Bd. XXI, 1856.

Reinke, J. Beiträge zur Anatomie der an Laubblättern, besonders an den Zähnchen derselben vorkommenden Sekretionsorgane. Jahrb. für wiss. Botanik. Bd. X, p. 119, 1876.

Schwendener, S. Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotyledonen, Leipzig 1874.

Solereder, H. Systematische Anatomie der Dicotyledonen, Stuttgart 1908.

Spanjer, O. Untersuchungen über die Wasserapparate der Gefäßpflanzen. Bot. Zeitg. 1898, p. 35.

Stein, E. Bemerkungen zu der Arbeit von Molisch über: Das Offen- und Geschlossen-Sein von Spaltöffnungen. Ber. d. d. bot. Ges. XXX 1912, p. 66.

Sterckx, R. Contribution à l'anatomie des Renonculacées; la tribu des Clématidées. Arch. de l'institut bot. de l'Univ. de Liège. Bd. 1, 1897.

Strasburger, E. Ueber den Bau und die Verrichtung der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.

Strasburger, Noll, Schenk, Karsten. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 9. Aufl. Jena 1908.

Weiss, J., E. Markständiges Gefäßbündelsystem, Bot. Centralbl. 1893. Bd. 3.

Winkler, H. Ueber die Umwandlung des Blattstiels zum Stengel. Jahrb. f. wissensch. Botanik 1908, p. 29.

Zalenski, W. v. Ueber die Ausbildung der Nervation bei verschiedenen Pflanzen. Ber. d. d. bot. Ges. 1902, Bd. XX, p. 433.

Es ist nur die Literatur aufgeführt, auf die im Text besonders Bezug genommen ist.

Lebenslauf.

Ich, Eduard Gerresheim, geboren am 13. Juni 1889 zu Köln-Ehrenfeld als Sohn des Chemikers Hugo Gerresheim, besuchte von Ostern 1896 bis Ostern 1908 die Vorschule und das städtische Realgymnasium in der Kreuzgasse zu Köln, das ich mit dem Zeugnis der Reife verließ. Ich widmete mich dem Studium der Naturwissenschaften von Ostern 1908 bis Ostern 1909 an der Universität Bonn, bis Herbst 1910 an der Universität Kiel und seither an der Universität Marburg. Hier beschäftigte ich mich im botanischen Institut mit der vorliegenden Arbeit. Das Examen rigorosum bestand ich am 3. August 1912. Seither weilte ich zur Vollendung meiner Studien in Marburg.

Meinen akademischen Lehrern, vorzüglich Herrn Geheimrat Meyer sei an dieser Stelle mein herzlichster Dank ausgesprochen.